ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 87

8

АВГУСТ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2002

УДК 581.9 (211—17)

© О. В. Хитун

ВНУТРИЛАНДШАФТНАЯ СТРУКТУРА ФЛОРЫ НИЗОВЬЕВ РЕКИ ТИНИКЯХА (СЕВЕРНЫЕ ГИПОАРКТИЧЕСКИЕ ТУНДРЫ, ГЫДАНСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

O. V. KHITUN. INTRALANDSCAPE STRUCTURE OF FLORA OF THE TINIKYAKHA RIVER LOWER REACHES (NORTHERN HYPOARCTIC TUNDRA, GYDANSKY PENINSULA)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 234—45—12
E-mail: khitun@IK6026.spb.edu

Поступила 21.02.2001
Окончательный вариант получен 14.02.2002

Обследована локальная флора низовьев р. Тиникяха на западном побережье Гыданского п-ова в подзоне северных гипоарктических тундр, насчитывающая 172 таксона сосудистых растений из 85 родов и 34 семейств. Проанализировано распределение видов по 17 типам экотопов, которые далее объединены по сходству видового состава их парциальных флор (ПФ) в 8 классов, отражающих градиент экологических условий по увлажнению. Видовое богатство парциальных флор варьирует от 14 до 65 видов. На основе учета проективного покрытия и константности в данном типе экотопов оценена в баллах парциальная активность видов. Проанализированы также ландшафтная активность и широта экологической амплитуды видов. Неактивные и низкоактивные виды (гемистенотопные с малым обилием и низким постоянством в освоенных ими экотопах) преобладают как в локальной (63 %), так и в парциальных (50—85 %) флорах. Показаны различия в таксономической, географической и биоморфологической структурах парциальных и локальной флор. Среди высокоактивных видов преобладают арктоальпийские длиннокорневищные поликарпические травы.

Ключевые слова: локальная флора, парциальная флора, внутриландшафтная структура, тип экотопов, географическая структура, ландшафтная и парциальная активности.

Гыданский п-ов, расположенный на севере Западной Сибири, является одной из наименее изученных ботаниками территорий Российского Севера. В литературе имеются лишь отрывочные сведения о флоре этого региона, собранные в экспедициях в 1-й половине XX в. (Толмачев, 1926; Городков, 1928, 1932). Важная информация о природных условиях Ямало-Гыданской физико-географической области была получена экспедициями НИИ Арктики и Антарктики (1970—1972 гг.), однако и в этом случае изучения флоры специально не проводилось (Ямало-Гыданская..., 1977). Планомерное изучение флоры Гыданского п-ова было начато сотрудниками Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в конце 1980-х годов, но пока опубликована только часть материалов (Ребристая, Хитун, 1994; Хитун, Ребристая, 1998; Хитун, 1998).

В августе 1988 г. автор провела исследования на западном побережье полуострова в низовьях р. Тиникяха, в 15 км к северу от пос. Тадибеяха. По схеме ботанико-географического и флористического разграничения Арктики (Yurtsev, 1994) территория расположена в северной полосе подзоны северных гипоарктических тундр и относится к Ямало-Гыданской подпровинции Европейско-Западно-Сибирской провинции.

Территория сложена казанцевскими (позднеплейстоценовыми) и более поздними морскими отложениями (Атлас..., 1971) и представляет собой полого увалистую равнину с диапазоном абсолютных высот от 10 до 75 м над ур. м., с сильно расчлененным рельефом.

Климат района суровый, континентальный. Среднегодовая температура в Тадибеяхе — −10.8 °С, самые теплые месяцы — июль (6.3 °С) и август (7.6 °С). Сумма среднесуточных температур выше 5 °С в Тадибеяхе составляет 498 градусо-дней, а число дней с такими температурами — 72 (Справочник..., 1965). Среднегодовое количество осадков 326 мм, в безморозный период выпадает 154 мм. Постоянный снежный покров устанавливается в конце сентября и лежит до середины июня (Справочник..., 1968).

Растительность зонального типа представлена на плоских водораздельных увалах ивово (*Salix reptans*)-ерничково-осоково (*Carex arctisibirica*)-моховыми тундрами с редкими пятнами грунта, покрытыми печеночными мхами. Почвы на увалах суглинистые или супесчаные, сильно оглеенные. Обычен довольно мощный торфянистый горизонт. На супесчаных увалах обильна брусника. Самые высокие увалы являются частью 4-й морской террасы казанцевского возраста, на них имеются выходы песков, местами эродированных, где найден ряд псаммофитных видов. На низких недренированных увалах и в долине реки часто встречаются плоско-полигональные тундрово-болотные комплексы, где торфянистые бугры занимают 70—80 %, а 20—30 % приходится на осоково (*Carex concolor*)-пушицевые (*Eriophorum polystachion*) мочажины, часто довольно сильно обводненные. Пологие склоны увалов заняты разнотравно-дриадово-осоково-моховыми тундрами с выраженным грядовым бугорково-трещиноватым нанорельефом криогенного происхождения. На пологих склонах со слабо дренированными глинистыми почвами отмечены кочкарные (*Eriophorum vaginatum*) тундры. Увалы выступают в долину «языками», в краевых частях которых — взлобках, наиболее обдуваемых ветром и с минимальным снеговым покровом зимой, развиты пятнистые бугорковые тундры, в которых покрытие сосудистых растений не превышает 30 % и доминируют простратные кустарнички (*Salix nummularia, Dryas punctata*). Река Тиникяха сильно меандрирует и имеет хорошо выраженную долину с большим количеством стариц и заболоченных участков. На высоких участках берега у излучин реки развиты ивняки (*Salix lanata, S. glauca, S. reptans*), высотой 40—60 см с хорошо развитым ярусом разнотравья. Берег Обской губы на участке между долинами рек Тиникяха и Тадибеяха обрывистый (до 20 м высотой), сильно эродированный, оплывающий, практически лишенный растительности, лишь на более пологих и низких участках закрепились пионерные травяные группировки. Близ устья реки берег губы низкий, заболоченный. Местами выражены участки песчаного пляжа.

Материал и методика

Полевые работы проводились по программе ботанико-географических эталонов (Программы..., 1987), использовалась концепция иерархии естественных флор (Юрцев, 1982). 17 типов экотопов было выделено на основании сходства по местоположению, условиям дренажа и увлажнения, механического состава почвы и по растительности (Юрцев, 1987; Хитун, 1989; Хитун, Ребристая 1998). Выделенные в районе типы экотопов и характерные для них растительные сообщества приведены в табл. 1.[1]

В каждом типе, в зависимости от его обычности в ландшафте, сделано по (3) 5—12 геоботанических описаний на пробных площадках 10 × 10 м или на всей площади экотопа (при небольшой протяженности). Выявлялся видовой состав сосудистых растений и основные доминанты из мхов и лишайников. Проективное покрытие видов определялось глазомерно. В камеральных условиях с помощью информационной

---

[1] Названия сосудистых растений приведены по «Арктической флоре СССР» с учетом некоторых изменений по сводке С. К. Черепанова (1995), названия лишайников и мохообразных — по работам М. П. Андреева (1994) и И. В. Чернядьевой (1994).

ТАБЛИЦА 1

Типы экотопов и произрастающие на них сообщества

№	Тип экотопов	Сообщества
1	Плоские поверхности водораздельных увалов	Ерничково-ивово(*Salix reptans*)-злаково(*Calamagrostis holmii*)-осоково(*Carex arctisibirica*)-лишайниково(*Cetraria islandica, C. cucullata, Cladina rangiferina* s.l. = *C. stygia* s. str., *C. arbuscula, Cladonia amaurocraea, C. gracilis, Dactylina arctica, Thamnolia vermicularis*)-моховые (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum, Dicranum angustum, D. elongatum, Aulacomnium turgidum, Polytrichum juniperinum, Drepanocladus uncinatus, Racomitrium lanuginosum, Ptilidium ciliare*) тундры.
2	Понижения между увалами, сырые днища лощин, понижения на речной террасе	Заболоченные осоково(*Carex concolor*)-пушицево(*Eriophorum polystachion*)-моховые(*Aulacomnium palustre, A. turgidum, Drepanocladus uncinatus, Sphagnum squarrosum, Calliergon sarmentosum, C. stramineum, Hypnum lindbergii, Pseudobryum cynclidioides*) ивняки (*Salix reptans, S. lanata, S. glauca, S. pulchra*) до 50 см высотой.
3	Шлейфы склонов увалов, часто с минеральным подтоком	Разнотравно(*Polygonum viviparum, Saxifraga nelsoniana, Rumex arcticus, Pyrola grandiflora*)-ивово(*Salix reptans*)-дриадово-моховые, разнотравно-ивово-ивково(*S. polaris*)-осоково(*Carex arctisibirica*)-моховые тундры. В моховом покрове преобладают *Tomentypnum nitens, Hylocomium splendens, Ptilidium ciliare*, в примеси встречаются *Hypnum cupressiforme, H. plicatulum, Drepanocladus vernicosus, D. revolvens*, обильны листоватые лишайники *Nephroma arctica, Peltigera aphtosa, P. canina.*
4	Торфянистые бугры плоскополигональных тундрово-болотных комплексов на низких увалах и в долине	Ерниково-пушицево(*Eriophorum vaginatum*)-моховые(*Dicranum elongatum, D. angustum, Polytrichum juniperinum, Aulacomnium turgidum, Anastrophyllum minutum, Pleurozium schreberi, Plagiothecium berggrenianum*) с морошкой, ерниково-морошково-моховые, кочкарные пушицево-дикраново(*Dicranum spadiceum*)-лишайниковые (*Cetraria cucullata, Cladina arbuscula, C. stygia, Cladonia gracilis, C. uncialis*).
5	Несколько приподнятые участки речной поймы (повышения)	Злаково(*Festuca rubra* subsp. *arctica, Calamagrostis holmii*)-разнотравно(*Ranunculus borealis, Cardamine bellidifolia, Eutrema edwardsii, Saxifraga cespitosa, S. nelsoniana*)-ивово-моховая (*Aulacomnium turgidum, A. palustre, Drepanocladus uncinatus, Hylocomium splendens* var. *alaskanum, Polytrichum hyperboreum, P. juniperinum, Tomentypnum nitens*) тундра.
6	Краевые части увалов (плоские, обдуваемые ветром взлобки)	Пятнистые разнотравно(*Luzula confusa, L. tundricola, Lloydia serotina, Minuartia macrocarpa*)-злаково(*Hierochloë alpina, Poa alpigena* subsp. *alpigena*)-дриадово-ивковые(*Salix nummularia*) тундры с обилием лишайников (*Alectoria ochroleuca, A. nigricans, Bryocaulon divergens, Cetraria cucullata, C. islandica, C. laevigata, Cladonia amaurocraea, C. gracilis, C. uncialis, Hypogymnia subobscura, Ochrolechia frigida, Rinodina turfacea, Sphaerophorus globosus, Thamnolia vermicularis*) и разрастанием *Gymnomitrion* sp. на пятнах.
7	Песчаные дренированные высокие речные террасы	Злаково-разнотравные(*Veratrum lobelianum, Trollius asiaticus, Ranunculus monophyllus, Chrysosplenium sibiricum* и *Parnassia palustris* subsp. *neogaea*) мезофитные ивняки (*Salix lanata, S. glauca, S. reptans*) высотой 30—40 см. Среди мхов преобладают *Drepanocladus uncinatus, Plagiomnium ellipticum, Pohlia* sp.
8	Крутые до (20°) прогреваемые склоны увалов и коренного берега реки (яры)	Ивково (*S. nummularia*)-разнотравно-злаковые полидоминантные луговины с *Hedysarum arcticum, Astragalus subpolaris, Bistorta elliptica, Erigeron eriocalyx, Potentilla stipularis* и *P. kuznetzowii* и единичными дерновинками мхов и лишайников (*Distichium capillaceum, Drepanocladus uncinatus, Bryum* sp., *Eurhynchium pulchellum, Cladonia chlorophaea*).

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№	Тип экотопов	Сообщества
9	Песчаные пляжи реки и Обской губы, береговые осыпи	Разреженные разнотравно-злаковые группировки с *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Poa alpigena* subsp. *colpodea*, *Rumex graminifolius*, *Tanacetum bipinnatum*, *Cerastium arvense* и *Honckenya peploides* subsp. *diffusa*.
10	Песчаные раздувы на увалах 4-й морской террасы	Разреженные разнотравно-злаковые псаммофитные группировки с *Koeleria asiatica*, *Eremogone polaris*, *Polemonium boreale*, *Oxytropis sordida*, *Artemisia borealis*.
11	Короткие (2—5 м) крутые (до 30°) хорошо дренированные склоны невысоких увалов	Разнотравно-злаково(*Calamagrostis neglecta*, *Hierochloë alpina*, *Festuca ovina*)-кустарничковые (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Salix nummularia*), голубично-овсяницевые, иногда с разрастанием лишайников (*Cladonia coccifera*, *C. amaurocraea*, *C. uncialis*, *C. crispata*, *C. acuminata*, *Cetraria islandica*, *Stereocaulon alpinum*, *Nephroma expallidum*).
12	Длинные пологие склоны увалов	Разнотравно(*Ranunculus borealis*, *Saxifraga nelsoniana*, *Valeriana capitata*, *Lagotis minor*)-дриадово(*Dryas punctata*, *D. vagans*)-осоково(*Carex arctisibirica*)-моховые(*Hylocomium splendens*, *Aulacomnium turgidum*, *Pleurozium schreberi*, *Racomitrium lanuginosum*), кочкарные ивово(*Salix reptans*)-пушицево(*Eriophorum vaginatum*)-моховые тундры.
13	Нивальные подножия склонов, западины на склонах	Разнотравно(*Oxyria digyna*, *Minuartia biflora*, *Saxifraga cernua*, *S. hieracifolia*, *Ranunculus nivalis*, *R. pygmaeus*)-осоково(*Carex lachenalii*) и разнотравно-ивково(*Salix polaris*)-мелкомоховые (*Polytrichastrum alpinum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Pohlia drummondii*) с лишайниками (*Cetraria delisei*, *Lobaria linita*, *Nephroma expallidum*, *Stereocaulon alpinum*).
14	Суглинистые оползни, промоины коренного берега Обской губы	Разреженные разнотравно-злаковые пионерные группировки с *Tripleurospermum hookeri*, *Deschampsia sukatschewii*, *Puccinellia sibirica*, *Descurainia sophioides*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena* и subsp. *colpodea*. Местами разрастаются *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Bryum* sp.
15	Мочажины тундрово-болотных комплексов на низких увалах и в долине	Осоково(*Carex concolor*)-пушицево(*Eriophorum polystachyon*)-моховые(*Calliergon sarmentosum*, *C. stramineum*, *Drepanocladus vernicosus*, *D. revolvens*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum jensenii*).
16	Болота долинные	Осоково(*Carex concolor*)-моховые(гипновые), злаково-пушицево-осоково-моховые (*Calliergon sarmentosum*, *C. stramineum*, *Drepanocladus vernicosus*, *D. revolvens*, *Paludella squarrosa*, *Sphagnum* sp.).
17	Водоемы и наилки	Разрастание гигро- или гидрофитов (*Sparganium hyperboreum*, *Arctophila fulva*, *Hippuris lanceolata*, *Ranunculus pallasii* и др.) в воде и на наилке.

системы «IBIS», разработанной А. А. Зверевым (1998), были составлены сводные таблицы геоботанических описаний по каждому типу экотопов, на основе которых получены списки объединенных парциальных флор[2] (ПФ) типов экотопов с указанием константности и модального проективного покрытия видов.

Для оценки поведения вида и его роли в растительном покрове использовано понятие активности (Юрцев, 1968). Оценена ландшафтная и парциальная активности видов. Первая определялась с учетом разнообразия экотопов, заселяемых видом,

---

[2] Поскольку речь в статье идет об объединенных ПФ, при дальнейшем изложении слово «объединенная» опущено.

ТАБЛИЦА 2

Определение балла парциальной активности вида в типах экотопов на основе учета его константности и модального проективного покрытия

Проективное покрытие (балл, %)	Константность (балл, %)				
	1 (1—20 %)	2 (21—40 %)	3 (41—60 %)	4 (61—80 %)	5 (81—100 %)
1 (< 1 %)	1	1	2	2	2
2 (1—2 %)	1	2	3	3	3
3 (2—5 %)	1	2	3	4	4
4 (5—15 %)	2	3	4	4	5
5 (16—25 %)	2	3	4	5	5
6 (25—50 %)	3	4	5	6	6
7 (> 50 %)	3	4	6	7	7

степени постоянства его присутствия и обилия в них, а также обычности или редкости самих экотопов и оценивалась по 5-балльной шкале (Юрцев, Петровский, 1994). Широта экологической амплитуды вида, будучи составной частью ландшафтной активности, сама является важной характеристикой, отражающей пластичность вида. Она также оценена по 5-балльной шкале, соответственно числу экотопов, освоенных видом: 1—3 экотопа — балл 1, 4—6 — балл 2, 7—10 — балл 3, 11—13 — балл 4, 14—17 — балл 5. Парциальная активность отражает поведение вида в данном типе экотопов (Юрцев, 1982). Ее определяют по среднему проективному покрытию (Марина, 2000) или с учетом константности (Галанин, 1980; Поспелова, Поспелов, 1998). Я оценивала парциальную активность по 7-балльной шкале на основе экспертной оценки сочетания баллов проективного покрытия и константности вида в данном типе экотопов (табл. 2). Последние, как и в предыдущих работах (Хитун, 1989; Хитун, Ребристая, 1998), определены соответственно модальному покрытию и проценту описаний, в которых вид отмечен в данном типе экотопов.

Попарное сравнение ПФ всех типов экотопов проведено с использованием коэффициента сходства Съеренсена и меры включения Симпсона (включение меньшей по числу видов флоры в бóльшую). Для сравнения по составу географических элементов и биоморф использовалась мера Съеренсена, модифицированная для весовых множеств Б. И. Сёмкиным (1973), которая в случае процентных спектров вычисляется как сумма минимальных весов соответствующих элементов в сравниваемых флорах. Расчеты выполнены с помощью компьютерных программ IBIS и BIOSTAT, разработанных А. А. Зверевым (Пяк, Зверев, 1997; Зверев, 1998), а также NTSYS-pc, v. 1.70 и Excel 7.0. Все дендрограммы построены методом взвешенного среднего арифметического связывания.

В табл. 3 приведен состав локальной флоры (ЛФ) с указанием принадлежности видов к географическим элементам на основе системы, разработанной для Западно-сибирской Арктики (Ребристая и др., 1989), а также баллов широты экологической амплитуды, ландшафтной активности и парциальной активности в освоенных видом типах экотопов. Жизненные формы определяли по системе Т. Г. Полозовой (1978, 1981).

Результаты

Видовое богатство локальной и парциальных флор. Локальная флора (ЛФ) низовьев р. Тиникяха насчитывает 172 таксона сосудистых растений, относящихся к 86 родам и 34 семействам (табл. 3, 4); 13 видов представлены своими северными подвидами, а один (*Poa alpigena*) — и типовым, и северным.

Богатство ПФ варьирует от 14 до 65 видов сосудистых растений (табл. 4). Оно обусловлено степенью благоприятности экологических условий. В группу наиболее

ТАБЛИЦА 3

Список сосудистых растений локальной флоры низовьев реки Тиникяха с указанием принадлежности вида к широтным (ШЭ) и долготным (ДЭ) географическим элементам, широты экологической амплитуды (ШЭА), ландшафтной активности (ЛФ) и парциальной активности вида в каждом освоенном типе экотопов

Вид	ШЭ	ДЭ	ШЭА	ЛА	Типы экотопов															
					10	9	7	14	13	8	11	6	1	12	5	3	2	4	15	16
Poa alpigena (Blytt) Lindm. subsp. *alpigena*	ГАА	Ц	5	5		2	4	4	5	5	4	3	3	4	4	4	4	3		3
Polygonum viviparum L.	ГАА	Ц	5	5			3	1	4	4	3	4	3	3	2	4	3	3	2	2
Salix reptans Rupr.	А	ЕАЗ	5	5		1	4	2	2			2	6	5	4	4	6	4	3	3
Festuca rubra subsp. *arctica* (Hack.) Govor.	АА	Ц	4	4	3	3	3	2	2	4	4	2		2	3	1				
Equisetum arvense subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.	ГА	Ц	4	4	2	3	3	2	4	4	3	3			2	2	1			
Luzula confusa Lindb.	АА	Ц	4	4	2	1		1	2	3	3	4	3	2	2	1				
Saxifraga nelsoniana D. Don	АА	еСзам	4	4			2	1	4	4	2	3	2	4	3	3		2		
Alopecurus alpinus Smith	А	Ц	3	4				3	3	3	2	3	3	3		2				
Calamagrostis holmii Lange	А	еСзам	3	4							2	2	5	4	3	4	3	4	3	3
Festuca ovina L.	Б	ЕАЗ	3	4				1	1	3	4	2	2	3	2	3				
Carex concolor R. Br.	МА	Ц	3	4		1	2								3		6	2	6	6
Eriophorum polystachion L.	АБ	Ц	3	4									3	2		4	6	3	6	3
Salix nummularia Anderss.	АА	ЕАЗ	3	4	4	1	2		1	4	3	5	3		6	1				
S. polaris Wahlenb.	АА	ЕАЗзам	3	4					3	4	2		3	2	1	5				
Betula nana L.	ГА	Ес	3	4							2	3	6	5	3	4	1	5		1
Ranunculus borealis Trautv.	ГА	ЕАЗ	3	4		1	3	2	4	4	3			3	2	2	2			
Dryas punctata Juz.	АА	ЕАЗзам	3	4	1					4	4	5	4	6	4	3				
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	АА	Ц	3	3								2	3	3	3	3	1	3		
Poa arctica R. Br.	АА	Ц	3	3									3	3	3	2	3	3	2	1
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.	АА	Ц	3	3	2			2	3	4	3	2		1						
Saxifraga cernua L.	АА	Ц	3	3			3	3	3	4						1	2	1	1	2
Hedysarum arcticum B. Fedtsch.	МА	ЕАЗ	3	3			2	1		4	1			2	3	1				
Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum* Lange	ГАА	Ц	3	3						2	6	3	3	1		1		2		
V. vitis-idaea subsp. *minus* (Lodd.) Hult.	ГАА	Ц	3	3						2	4	3	4	4	2	2		2		
Myosotis asiatica (Vestergr.) Schischk.	АА	ЕАЗзам	3	3	2		2	2	3	3	2		1	2	1	2				
Lagotis minor (Willd.) Standl.	МА	еСзам	3	3			1	1	3	1	2	1	3	3		3	1			
Pedicularis sudetica subsp. *interioroides* Hult.	А	Сам	3	3			1		2				1	1	3	2	2	2	2	2

Valeriana capitata Pall. ex Link.	ГАА	ЕАЗзам	3	3					2	3	2	2	3	4	2	3	2	2		
Nardosmia frigida (L.) Hook.	АБ	ЕАЗзам	3	3					2					2	2	3	4	2		1
Carex arctisibirica (Jurtz.) Czer.	ГА	ЕАЗ	2	4								4	6	6	2	5		1		
Salix lanata L.	ГАА	зЕАЗ	2	4			6			3	2				2	3	5			
Poa alpigena subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky	МА	Ц	2	3	3	3	1	4		2										
Koeleria asiatica Domin	МА	еСзам	1	1	2															
Eremogone polaris (Schischk.) Ikonn.	А	еЕАЗ	1	1	2															
Minuartia arctica (Stev. et Ser.) Graebn.	АА	Сзам	1	2	2						1	2								
M. rubella (Wahlenb.) Hiern.	АА	Ц	1	2	1					2		1								
Arabis septentrionalis N. Busch	МА	еС	1	1	2															
Armeria maritima (Miller) Willd.	МА	Ц	1	2	2										2					
Oxytropis sordida (Willd.) Pers.	МА	ЕАЗ	1	1	2						1									
Artemisia borealis Pall.	ГАА	Ц	1	1	2					1										
Cerastium arvense L.	АБ	Ц	1	2	2	2														
Polemonium boreale Adams	ГАА	ЕАЗзам	1	2	2	2														
Rumex graminifolius Lamb.	А	ЕАЗзам	1	1		2														
Honckenya peploides subsp. *diffusa* (Hornem.) Hult.	А	Ц	1	1		1														
Trisetum sibiricum subsp. *litorale* (Rupr.) Roshev.	ГАА	ЕАЗзам	1	2			3										1			
Poa pratensis L.	Б	Ц	1	1			1													
Alopecurus pratensis subsp. *alpestris* (Wahlenb.) Sel.	ГА	Ес	1	2			3										1			
Veratrum lobelianum Bernh.	Б	ЕАЗ	1	2			3													
Chrysosplenium sibiricum (Ser) Charkev.	АБ	ЕАЗ	1	2			2										1			
Antennaria villifera Boriss.	АА	ЕАЗ	2	2		1	2		1	2	3				1	1				
Polygonum ellipticum Willd. ex Spreng.	А	Сзам	2	3			2		1	4	4			2		2				
Cerastium jenisejense Hult.	ГАА	ЕАЗзам	2	3			3	1	3	2							2			1
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	ГА	ЕАЗзам	2	3			2		3	2						2	3	2		
Calamagrostis lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	ГАА	Ц	2	3			2			2	3		2			1				
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	АБ	Ц	2	2			3		1	3	2									
Salix glauca L.	ГАА	Ц	1	3			4		1	1						3	4			
Trollius asiaticus L.	Б	С	1	2			3									2	1			
Ranunculus monophyllus Ovcz.	Б	ЕАЗ	1	2			3									1	2			
Deschampsia sukatschewii (Popl.) Roshev.	Б	ЕАЗзам	1	3		3		5						1						
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal	ГАА	Сзам	1	2				3												

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Вид	ШЭ	ДЭ	ШЭА	ЛА	Типы экотопов															
					10	9	7	14	13	8	11	6	1	12	5	3	2	4	15	16
Phippsia concinna (Th. Fries) Lindeb.	А	ЕАЗ	1	1				2												
Puccinellia sibirica Holmb.	ГА	еС	1	2				3												
Juncus castaneus Smith.	ГАА	Ц	1	1				1								1				
Cerastium regelii Ostenf.	А	еСзам	1	2				2	1											
Cochlearia arctica Schlecht.	А	Ц	1	2				3												
C. groenlandica L.	А	Ц	1	1				1												
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook) O. E. Schulz	ГА	Сзам	1	2				3												
Saxifraga tenuis (Wahlenb.) H. Smith	А	Ц	1	1				1												
Tripleurospermum hookeri Sch. Bip.	А	Ц	1	2				4												
Senecio congestus (R. Br.) DC.	ГА	ЕАЗзам	1	1				1												
Saxifraga nivalis L.	АА	Ц	1	2				1		2			1							
Carex lachenalii Schkuhr	АА	Ц	1	3					5							2				
Salix arctica subsp. *jamutaridensis* Petrovsky	А	С	1	1					1											
Oxyria digyna (L.) Hill.	АА	Ц	1	3					5	3										
Ranunculus nivalis L.	А	Ц	1	2					2		1									
R. pygmaeus Wahlenb.	МА	Ц	1	2					3											
Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell.	АА	Ц	1	1					2	1										
Saxifraga hyperborea R. Br.	А	Ц	1	1					2											
S. hieracifolia Waldst. et Kitag.	АА	Ц	2	2					3	2					2	2	1			
Draba hirta L.	ГАА	Ц	2	2				2	2	2		1								
D. glacialis Adams	А	еС	1	2					1	2		1								
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	АА	ЕАЗзам	2	3						3	3	4			3					
Cerastium maximum L.	АБ	еСзам	1	3				1		4										
Gastrolychnis angustiflora Rupr.	ГА	Ес	1	2				2		3		1								
Draba oblongata R. Br. ex DC.	А	еСзам	1	1						1										
D. pseudopilosa Pohle	А	Сзам	1	1						1		1								
Saxifraga bronchialis L.	АБ	С	1	1						1										
Parnassia palustris subsp. *neogaea* (Fern.) Hult.	ГАА	Ц	1	2			2			2										
Potentilla kuznetzowii (Gowor.) Juz.	МА	вамЕс	1	2						2										
P. stipularis L.	ГАА	еСзам	1	2						3										

Androsace septentrionalis L.	АБ	Ц	1	2						2									
Arnica iljinii (Maguire) Iljin	ГА	еС	1	2						2									
Erigeron eriocalyx (Ledeb.) Vierh.	АА	еС	1	2						3									
Taraxacum glabrum DC.	МА	С	1	1						1									
T. macilentum Dahlst.	ГА	Сзам	1	1						1									
Astragalus subpolaris Boriss. et Schischk.	МА	Ц	1	3				1		4		2							
Gentiana tenella Rottb.	ГАА	Ц	1	2				1		2									
Castilleja arctica Kryl. et Serg.	ГА	С	1	2				2		2									
Pedicularis verticillata L.	ГАА	ЕАЗзам	1	3				2	1	4									
Artemisia tilesii Ledeb.	МА	ЕАЗзам	2	3				4	4	3	1								
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.	ГА	Ц	2	3		3	2		1	5	3				2				
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.	АА	Ц	1	2				2	1	4									
T. nivale Lange ex Kihlm.	А	зЕАЗ	1	1						1	1								
Campanula rotundifolia L.	АБ	ЕАЗ	2	2						3	1	2		3					
Pachypleurum alpinum Ledeb.	АА	ЕАЗ	2	2					2	2	3								
Lycopodium selago subsp. *arcticum* Tolm.	А	Ц	1	1							1		1	1					
Equisetum pratense Ehrh.	Б	Ц	1	1							2								
Bromus pumpellianus Scribn.	ГА	еСзам	1	1	1						1								
Carex quasivaginata C. B. Clarke	ГАА	Ц	1	2							3		1			1			
Stellaria peduncularis Bunge	ГАА	ЕАЗ	2	3			2			2	3		2	2	2			1	
Rubus arcticus L.	Б	ЕАЗзам	1	1							2								
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	ГАА	еСзам	1	2							2				1				
Viola biflora L.	АА	ЕАЗзам	1	1							1								
Arctous alpina (L.) Nieden.	ГАА	Ц	1	1							2								
Dryas octopetala subsp. *subincisa* Jurtz.	МА	зЕАЗ	2	2						2	1	2	1						
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	АА	Ц	1	3							4	4							
Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf.	АА	еСзам	2	2							2	3	2	1					
Pedicularis oederi Vahl	АА	ЕАЗзам	2	2	1						2	3	2		1	1			
Festuca vivipara Smith.	АА	Цо	2	2	1							3	1	1					
Luzula tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	А	Сзам	2	2				1				3	2	2		1			
Papaver lapponicum subsp. *jugoricum* (Tolm.) Tolm.	А	еС	1	1								2		1					
Draba fladnizensis Wulf.	АА	Ц	1	1								2							
D. nivalis Liljebl.	А	Ц	1	1	1							2							
Pedicularis hirsuta L.	А	ЕАЗ	1	2								3							
Luzula nivalis (Laest.) Spreng.	МА	Ц	2	2								1	2	2	1				

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Вид	ШЭ	ДЭ	ШЭА	ЛА	Типы экотопов															
					10	9	7	14	13	8	11	6	1	12	5	3	2	4	15	16
Pedicularis lapponica L.	ГАА	Ц	1	2									2	1		2				
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	А	Сзам	1	1									1							
Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey.	ГАА	Ц	1	1									2							
Sagina intermedia Fenzl	А	Ц	1	1									1							
Epilobium davuricum Fisch.	ГАА	Ц	1	1									1			1				
Festuca brachyphylla Schult. et Schult. fil.	АА	Ц	1	1									1	2						
Dryas vagans Juz.	А	зЕАЗ	1	2									3	3						
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	АА	еС	2	2				1			1		2	2				2	1	
Cardamine bellidifolia L.	АА	Ц	2	2					1			1			2		1			
Parrya nudicaulis (L.) Regel	АА	ЕАЗзам	2	2				1		2		1		3						
Pyrola grandiflora Radius	ГА	Ц	2	3			1				2		2	4	2	3				
Eutrema edwardsii R. Br.	АА	Ц	2	2									1	2	2	2	1			
Saxifraga cespitosa L.		Ц	1	1											2	1				
Equisetum scirpoides Michx.	АБ	Ц	1	1												1				
Eriophorum scheuchzeri Hoppe	АА	Ц	1	2								1				2				
Juncus biglumis L.	АА	Ц	2	2					1			1	1			2				
Allium schoenoprasum L.	Б	Ц	1	1												2	1			1
Rumex arcticus Trautv.	А	ЕАЗзам	1	2												2	2			
Eriophorum vaginatum L.	АБ	Ц	1	3										5		2		6		
Salix pulchra Cham.	ГА	Сзам	3	3									2	2		2	4	3	1	1
Ranunculus lapponicus L.	ГАА	Ц	2	2												2	2	3		1
Saxifraga foliolosa R. Br.	АА	Ц	2	2									1		1		1		1	2
Rubus chamaemorus L.	АБ	Ц	2	3										2			4	5	1	1
Stellaria crassifolia Ehrh.	АБ	Ц	2	2													1	1	1	2
Epilobium palustre L.	АБ	Ц	2	2													1		2	3
Salix fuscescens Anderss.	ГА	С	1	1													1			
Equisetum palustre L.	Б	Ц	1	1													2			
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	ГАА	ЕАЗзам	1	1														1		
L. wahlenbergii Rupr.	ГА	Ц	1	2														3	2	2
Carex rariflora (Wahlenb.) Smith	МА	Ц	2	2													1	1	3	3

Eriophorum russeolum Fries	ГА	Ц	2	3													2	1	3	4
E. medium Anderss.	ГА	Ц	1	2															3	2
Cardamine pratensis L.	АБ	Ц	1	3			3										2			4
Hierochloë pauciflora R. Br.	А	еСзам	1	2																3
Dupontia fisheri R. Br.	А	Ц	1	2																4
D. psilosantha Rupr.	А	Ц	1	2													2			4
Carex rotundata Wahlenb.	ГА	Ц	1	2																3
Caltha arctica R. Br.	А	еСзам	1	2																3
C. palustris L.	Б	ЕАЗ	1	1																2
Ranunculus hyperboreus Rottb.	А	Ц	1	2															1	1
Comarum palustre L.	АБ	Ц	1	2			1												2	2
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	ГА	Ц	1	2																2

Примечание. Виды расположены в порядке убывания широты экологической амплитуды (ШЭА от 5 до 1), а в группе стенотопных видов — по классу экотопов, к которым они приурочены (в основном или исключительно), в пределах данного класса экотопов — по систематическому положению. Широтные элементы (ШЭ): А — арктические, АА — арктоальпийские, МА — метаарктические, ГАА — гипоарктоальпийские, ГА — гипоарктические, АБ — арктобореальные, Б — бореальные. Долготные элементы (ДЭ) и фракции: Ц — циркумполярные; евразиатская фракция: ЕАЗ — евразиатские, ЕАЗзам — евразиатско-западноамериканские, зЕАЗ — западноевразиатские; сибирская фракция: С — сибирские, Сзам — сибирско-западноамериканские, еС —восточноевропейско-сибирские, еСзам — восточноевропейско-сибирско-западноамериканские; европейская фракция: вамЕс — восточноамериканско-европейско-западносибирские, Ес — европейско-западносибирские.

Состав ПФ типа экотопов № 17 (водоемы) приводим здесь, указывая в скобках парциальную активность, а для видов нигде более не встречающихся и все остальные характеристики в той же последовательности, как в табл. 3: *Equisetum arvense* subsp. *boreale* (2), *Carex concolor* (5), *Caltha arctica* (3), *Caltha palustris* (1), *Ranunculus hyperboreus* (2), *Senecio congestus* (1), *Stellaria crassifolia* (1), *Epilobium palustre* (2), *Arctophila fulva* (3), *Comarum palustre* (4), *Sparganium hyperboreum* Laest. (АБ, Ц, 1, 2, 2), *Koenigia islandica* L. (АА, Ц, 1, 1, 2), *Ranunculus gmelinii* DC. (АБ, Ц, 1, 1, 2), *Ranunculus pallasii* Schlecht. (А, Ц, 1, 2, 3), *Hippuris lanceolata* Retz. (ГА, Ц, 1, 2, 3).

богатых (50—64 видов) попали ПФ самых теплых, хорошо дренированных местообитаний с лучшими (выше pH, больше содержание оснований) эдафическими условиями. Самые богатые (64) — яры. На них найдено более всего (14) редких стенотопных видов (*Arnica iljinii, Cerastium maximum, Minuartia biflora, Potentilla kuznetzowii, P. stipularis, Saxifraga bronchialis, Castilleja arctica, Erigeron eriocalyx, Draba oblongata, Taraxacum* spp.). Богатство шлейфов увалов (55) отчасти обусловлено наличием минерального подтока (присутствуют виды, предпочитающие относительно «обогащенные» субстраты *Equisetum scirpoides, Eriophorum scheuchzeri, Juncus biglumis, J. castaneus, Rumex arcticus, Eutrema edwardsii, Pyrola grandiflora*, в моховом покрове — *Tomentypnum nitens*), а отчасти — наличием довольно мощного снежного покрова, быстро стаивающего, что благоприятно для влаголюбивых бореальных видов (*Allium schoenoprasum, Ranunculus monophyllus, Trollius asiaticus*). В ПФ коротких склонов (49) отмечен ряд редких в этом районе гипоарктических и бореальных видов на северном пределе своего ареала (*Carex quasivaginata, Empetrum subholarcticum, Arctous alpina, Rubus arcticus*).

Очень близки между собой по богатству, а по его уровню занимают промежуточное положение (39—46 видов), ПФ экотопов с растительностью зонального типа или подобной ей (водоразделы, взлобки и пологие склоны увалов, повышения в пойме). Такой же уровень богатства (42) — в нивальных экотопах и на оползнях.

Относительно небольшое число видов (37) выявлено на хорошо прогреваемых и дренированных высоких песчаных террасах — возможно, это результат недовыявления из-за относительной редкости этого экотопа (было сделано только 3 описания). Здесь отмечено много стенотопных видов бореальной и гипоарктической фракций (*Alopecurus pratensis* subsp. *alpestris, Trisetum sibiricum* subsp. *litorale, Veratrum lobelianum, Trollius asiaticus, Chrysosplenium sibiricum* и др.). Довольно низкий уровень богатства и у ПФ болот (33).

В группу флористически бедных (15—23 видов) попали ПФ различных и весьма специфических по условиям экотопов, находящихся на противоположных концах градиента по увлажнению и подходящих лишь для весьма специализированных видов: водоемов (15 видов, в том числе 11 стенотопных) и олиготрофных мочажин в тундрово-болотных комплексах (20 и 8 видов соответственно), с другой стороны — песчаных пляжей и отмелей (16 и 6) и песчаных раздувов (23 и 11 видов).

Таксономическая структура. В локальной флоре самое богатое (27 видов) сем. *Poaceae* (табл. 4), далее со значительным отрывом следуют *Caryophyllaceae, Asteraceae* и *Brassicaceae* (по 14 видов). Сем. *Cyperaceae* занимает лишь 5-е место, что ниже, чем в других гыданских (Хитун, 1998) и центральноямальских (Ребристая, Хитун, 1998) флорах, и также как высокое положение крестоцветных сближает с таймырской локальной флорой «Рагозинка» (Матвеева, Заноха, 1997). В западносибирской Арктике высокое положение *Brassicaceae* свойственно, как правило, более северным флорам. Положение семейств *Juncaceae* и *Polygonaceae* в нашей флоре (11—12 места) несколько ниже, чем в таймырской, а место *Salicaceae* — выше, что типично для спектров центрально-ямальских флор (Ребристая, Хитун, 1998), равно как и низкое положение сем. *Fabaceae* (15—16 места). Таким образом, хотя набор ведущих семейств в «Тиникяха» типичен для равнинной флоры из северных гипоарктических тундр (Ребристая, Хитун, 1998), по их представленности она занимает промежуточное положение по сравнению с расположенными в этой же подзоне флорами Ямала и Таймыра и имеет несколько более «арктический» характер по сравнению с ямальскими.

Ни в одной из ПФ нет такого же порядка представленности семейств, как в локальной (табл. 4). Высокое положение какого-либо семейства во флоре в целом часто обусловлено многочисленностью его представителей лишь в 1—2 типах экотопов. Только сем. *Poaceae* по числу видов преобладает в большинстве ПФ. Сем. *Asteraceae* своим высоким положением во флоре в целом обязано ПФ яров, а также коротких склонов и оползней. Сем. *Brassicaceae* и *Caryophyllaceae* входят в первую «пятерку» только в ПФ взлобков увалов, яров и оползней. В прочих экотопах они —

в конце первой «десятки». Сем. *Cyperaceae* занимает 1—3 места в парциальных флорах сырых и слабо дренированных местообитаний и отсутствует или имеет по 1 представителю в ПФ хорошо дренированных или песчаных экотопов. Высокое (6) место сем. *Ranunculaceae* в ЛФ обусловлено разнообразием гигрофитов. Только сем. *Salicaceae*, многие представители которого гемиэвритопны, в большинстве ПФ входит в первую «пятерку», а в ЛФ оно лишь на 9—10 местах. Для ПФ экотопов, занятых растительностью зонального типа (водоразделов, пологих склонов, повышений, шлейфов), характерно преобладание сем. *Poaceae* (6—11 видов), *Salicaceae* (3—6), *Cyperaceae* (2—6), *Saxifragaceae* (3—4, кроме пологих склонов), *Scrophulariaceae* (2—4) и почти полное отсутствие *Asteraceae*, представленного в этих местообитаниях лишь *Senecio atropurpureus*. В наиболее богатых видами (и самых благоприятных) интразональных местообитаниях (склонах) преобладают *Poaceae, Asteraceae, Caryophyllaceae, Rosaceae*, на ярах также *Brassicaceae*. В них же и наибольшее участие одновидовых семейств. Меньше всего представителей многовидовые семейства имеют в болотах и мочажинах, разнообразны только *Cyperaceae*, а в болотах также *Poaceae*, прочие имеют по 0—2 представителя и спектр этих ПФ, так же как и водной, сильно отличен, как от ПФ других интразональных, так и от зональных экотопов. Доля видов в 10 ведущих семействах во флоре в целом высока, что характерно для флор Арктической области (Толмачев, 1974), а в ПФ она еще выше (табл. 4).

Экотопологическая структура флоры. Значения коэффициента Съеренсена по сходству видового состава ПФ колеблются от 0 до 0.74, а Симпсона — от 0 до 0.95, причем только соответственно 17 и 37 % значений коэффициентов выше 0.5, что говорит о гетерогенности внутриландшафтной структуры флоры. Кластерный анализ показывает, как группируются ПФ (рис. 1). Наиболее близкие по составу ПФ и соответственно экотопы я объединила в классы. Разные элементы рельефа (например, вершины и повышения в пойме) могут иметь сходный набор видов и оказываются в одном классе. Поскольку пороговое значение для объединения выбирается произвольно, количество классов может быть различным. Так как некоторые ПФ разновелики, что понижает коэффициент Съеренсена, для уточнения состава классов построен граф на основе мер включения (рис. 2). На основе экспертной оценки пороговым уровнем для объединения в один класс принята мера сходства (включения) 0.65. В результате, по сходству своих ПФ, 17 типов экотопов объединились в 8 классов (рис. 2). Видовой состав парциальных флор отражает экологические условия. Наиболее заметным фактором является влагообеспеченность. Я пронумеровала классы в порядке увеличения влагообеспеченности.

ПФ наиболее специфических, крайних на градиенте влажности экотопов — песчаных раздувов и водоемов, существенно отличаются от всех прочих и выделены в самостоятельные классы — I и VIII. На Тазовском п-ове раздувы и пляжи были практически одинаковы по составу и рассматривались как один тип экотопов (Хитун, 1989), а в «Тиникяхе» они сильно различаются. Наибольшую меру включения (0.52) раздувы имеют со взлобками и короткими склонами, что вполне объяснимо их топографическим положением. На них отмечен специфический набор псаммофитов (*Koeleria asiatica, Eremogone polaris, Arabis septentrionalis, Polemonium boreale, Artemisia borealis*) и ряд видов, общих со взлобками и короткими склонами (*Festuca vivipara, Trisetum spicatum, Minuartia arctica, Draba nivalis, Pedicularis oederi*).

Песчаные пляжи наиболее близки к речным террасам, с которыми, с небольшой натяжкой (мера включения 0.64), объединены в класс II. Несколько видов, найденных только на пляжах (*Deschampsia sukatschewii, Rumex graminifolius, Honckenya peploides*), обусловили их своеобразие (учитывая видовую бедность этой ПФ). Пляжи и раздувы — наиболее сухие экотопы, а террасы, благодаря заливаемости в половодье и развитию ивняков, имеют более мезофитный характер, что и обусловило их довольно высокое (но ниже порогового уровня) сходство с ярами и нивальными экотопами. На них, как отмечалось выше, встречен ряд довольно редких в районе видов.

ТАБЛИЦА 4

Число таксонов разного ранга в локальной флоре и парциальных флорах типов экотопов

Ранг таксона	Локальная флора	Водоразделы	Понижения, днища лощин	Шлейфы склонов	Бугры полигональных комплексов	Повышения в пойме	Взлобки увалов	Речные террасы	Яры	Песчаные пляжи, осыпи	Песчаные раздувы	Короткие склоны	Длинные пологие склоны	Нивальные подножия склонов	Суглинистые оползни	Мочажины полигонального комплекса	Болота долинные	Водоемы, наилки
									Число таксонов									
Виды	172	46	42	55	29	39	44	37	64	16	23	50	46	42	42	20	33	15
Роды	86	28	29	31	20	28	30	27	41	14	21	39	33	29	32	15	23	12
Семейства	34	18	17	21	15	22	18	18	23	10	14	24	20	16	14	12	15	11
*Видов в одновидовых семействах	16	9	7	10	8	14	9	10	12	6	11	13	10	6	6	7	8	10
Видов в семействах																		
Poaceae	27	10	7	8	4	6	9	8	8	4	6	10	11	6	10	2	7	1
Asteraceae	14	1	1	2	2	3	0	2	10	2	1	5	2	5	5	1	1	1
Brassicacee	14	1	3	1	0	2	7	1	5	0	2	0	2	3	5	0	1	0
Caryophyllaceae	14	3	2	0	2	1	4	3	6	2	4	3	2	3	4	1	2	1
Cyperaceae	12	4	4	6	6	2	2	1	0	1	0	1	3	1	0	5	6	1
Ranunculaceae	11	0	4	4	1	1	0	3	1	1	0	2	1	3	1	1	4	5
Saxifragaceae	9	3	4	4	2	4	1	3	5	0	0	1	1	4	4	2	2	0
Rosaceae	9	3	1	1	1	1	2	1	4	0	1	3	3	0	0	2	2	1
Salicaceae	8	4	5	6	2	4	2	4	4	2	1	3	3	5	1	2	2	0
Scrophulariaceae	8	4	2	4	1	2	3	2	3	0	1	2	3	2	3	1	1	0
Доля видов в 10 ведущих семействах, %	73	83	83	78	83	70	82	78	78	100	83	70	74	85	91	90	85	93

Примечание. * В парциальных флорах в число одновидовых могут попасть и семейства, представленные в локальной флоре несколькими видами.

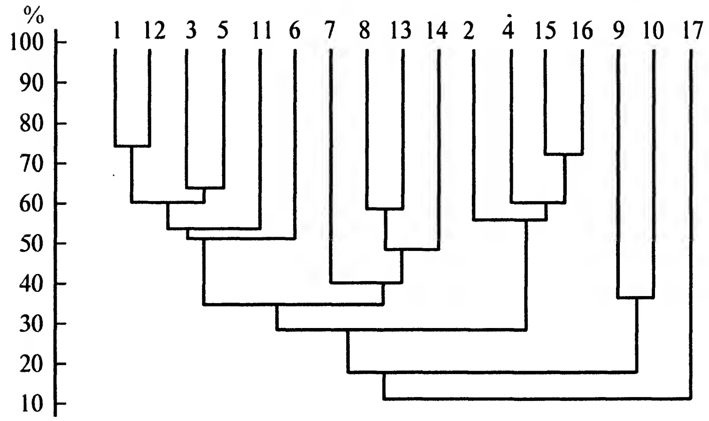


Рис. 1. Дендрограмма сходства видового состава ПФ типов экотопов.

По оси ординат — коэффициент Съеренсена, %. Арабскими цифрами обозначены типы экотопов (соответствуют табл. 1).

Следующий кластер (класс III) объединил ПФ экотопов с луговой растительностью. Ядром его являются склоны-яры. ПФ нивальных луговин и разреженных травяно-злаковых пионерных группировок на оползнях объединяются с ними на основе высокой меры включения, но между собой связаны слабо. Короткие склоны занимают промежуточное положение между экотопами с собственно тундровой растительностью и богатыми луговыми ярами, но выделены в класс IV благодаря комплексу характерных видов *Equisetum pratense, Hierochloë alpina, Carex quasivaginata, Minuartia macrocarpa, Empetrum subholarcticum, Arctous alpina*. Экотопы классов III и IV хорошо дренированны и умеренно увлажнены.

В классы V и VI попали экотопы с умеренным увлажнением, преимущественно суглинистыми почвами, умеренно дренированные. В класс V выделены взлобки увалов. Их своеобразие обусловили *Papaver lapponicum* subsp. *jugoricum, Pedicularis hirsuta*, ряд стенотопных видов рода *Draba*. Экотопы с плоскими или слабо наклонными поверхностями с тундровой растительностью зонального типа объединены в класс VI. Особенно велико (74 %) сходство состава флор водораздельных увалов и

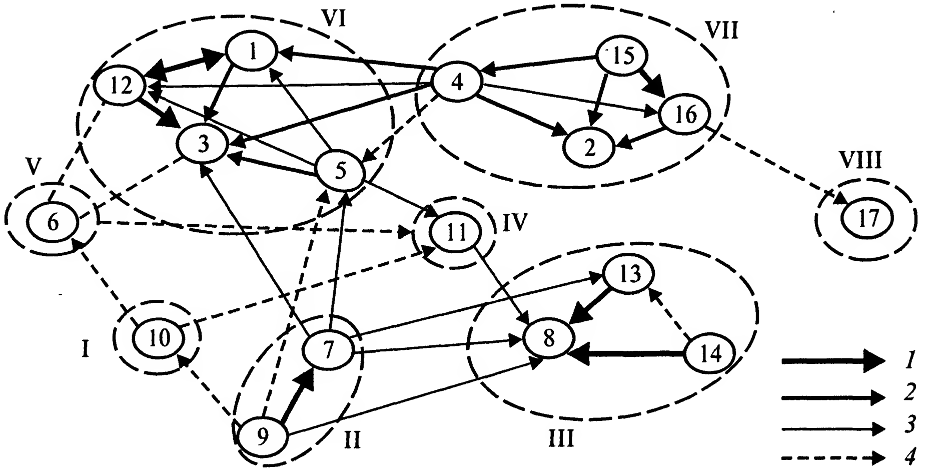


Рис. 2. Ориентированный граф включений ПФ типов экотопов.

Цифры в кружках — номера типов экотопов (соответствуют табл. 1). Пунктирным контуром и римскими цифрами обозначены классы экотопов (пояснения в тексте). Стрелки различной толщины: *1* — мера Симпсона > 75 %; *2* — 65—75 %; *3* — 55—64 %; *4* — < 55 %.

их длинных пологих склонов. ПФ повышений в речной долине на 77 % включается в ПФ шлейфов, в них обеих есть ряд видов, отсутствующих в других экотопах этого класса (*Equisetum arvense* subsp. *boreale, Lloydia serotina, Salix lanata, Cardamine bellidifolia, Saxifraga hieracifolia, Antennaria villifera*).

Близки между собой по составу ПФ экотопы с избыточным увлажнением и слабым дренажем (класс VII) — болот, мочажин, межувальных понижений. Сюда же отнесены и торфяные бугры, фактически занимающие промежуточное положение с предыдущим классом: одинаково высокая мера включения (0.69) и во флору понижений, и шлейфов и пологих склонов. Замыкают ряд водоемы (класс VIII).

Географическая структура. Распределение видов по долготным фракциям очень похоже во всех парциальных и в локальной флоре в целом (рис. 3). Практически одинаковое с локальной флорой соотношение фракций имеет ПФ водоразделов. Всюду, кроме коротких склонов, преобладают (> 50 %) виды циркумполярной фракции. Примерно вдвое меньше доля евразиатских видов, только на коротких склонах, речных террасах, повышениях и пляжах их около 40 %. Сибирские виды присутствуют во всех экотопах, кроме пляжей, составляя от 7 до 20 % ПФ. Европейские виды самые малочисленные — их всего 3, причем 2 из них (*Alopecurus pratensis, Gastrolychnis angustiflora*) — стенотопные, а *Betula nana* — гемиэвритопный.

По составу долготных элементов ПФ объединяются в кластеры со сходством > 90 % (рис. 3), однако их состав не совпадает с составом классов, выделенных на основе видового сходства. Высокое сходство имеют флоры контрастных по условиям

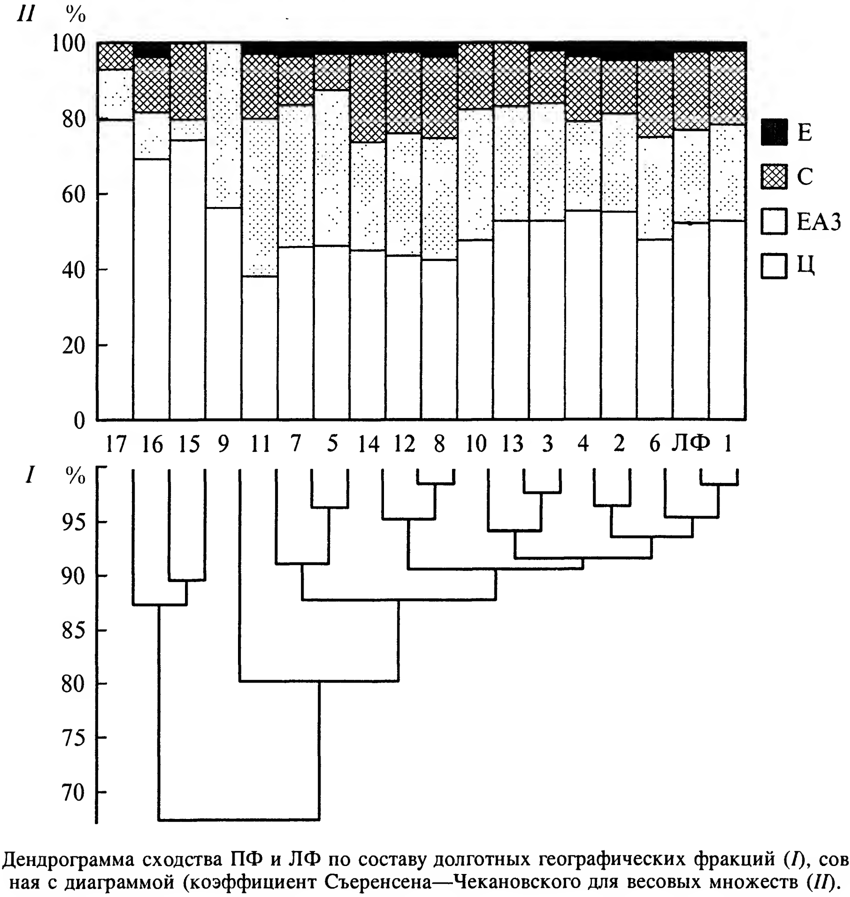


Рис. 3. Дендрограмма сходства ПФ и ЛФ по составу долготных географических фракций (*I*), совмещенная с диаграммой (коэффициент Съеренсена—Чекановского для весовых множеств (*II*).

Арабские цифры — номера типов экотопов (соответствуют табл. 1). Долготные фракции: Е — европейская, С — сибирская, ЕАЗ — евразиатская; Ц — циркумполярный элемент.

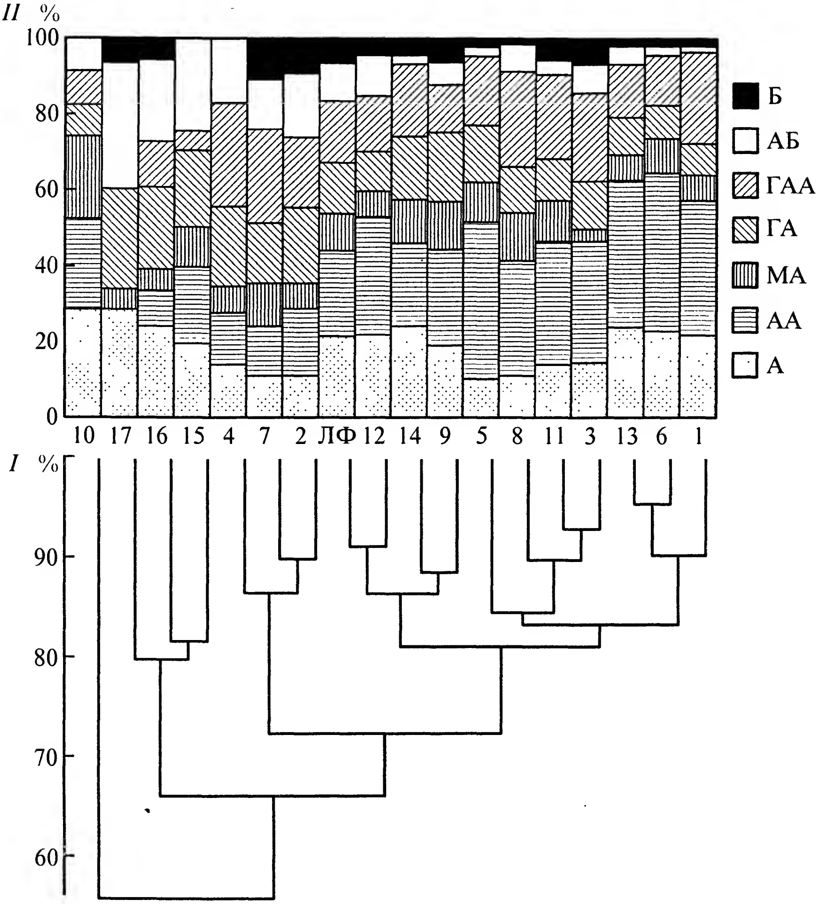


Рис. 4. Дендрограмма сходства ПФ и ЛФ по составу широтных элементов (*I*), совмещенная с диаграммой (коэффициент Съеренсена—Чекановского для весовых множеств) (*II*).

Арабские цифры — номера типов экотопов (соответствуют табл. 1). Широтные элементы: обозначения соответствуют табл. 3.

экотопов, например раздувов и подножий склонов, яров и пологих склонов. Обособлены от всех прочих ПФ водоемов, болот и мочажин, в них самая большая (> 75 %) доля циркумполярных видов. Сделать выводы об экологических связях остальных групп не представляется возможным.

По составу широтных географических элементов сходство ПФ высоко (рис. 4). Выделяются кластеры со сходством более 80 %. В локальной и в большинстве парциальных флор преобладает арктическая фракция (49—74 %). В спектре локальной флоры доли собственно арктических и арктоальпийских видов практически равны (по 22 %), однако в большинстве ПФ преобладают арктоальпийские (25—41 %). Подобное отмечалось нами и в подзоне арктических тундр (Хитун, Ребристая, 1998). Роль метаарктических видов невелика и в локальной и в парциальных флорах (4—13 %), что неудивительно, учитывая отсутствие горных массивов в западносибирской Субарктике. По широтной структуре ближе всего к локальной флоре ПФ пологих склонов. Очень похожи между собой (и в одном кластере с локальной флорой) спектры оползней и пляжей.

Водоразделы и повышения в пойме имеют более «северный» спектр — доля арктической фракции составляет 62—63 %. Экологические условия этих экотопов соответствуют их подзональному положению и структура их ПФ отражает подзональную принадлежность флоры. «Арктичность» спектра ПФ водоразделов усиливается за счет малообильных видов разнотравья и группы малочисленных стенотопных видов, приуроченных к пятнам голого грунта (*Eriophorum brachyantherum, Festuca brachyphylla, Deschampsia borealis, Juncus biglumis, Sagina intermedia*), тогда как среди основных доминантов наряду с арктическими (*Salix reptans, Calamagrostis holmii, Dryas punctata*) есть и гипоарктические виды (*Carex arctisibirica, Betula nana*). Наибольшую роль (69—74 %) арктическая фракция играет в экотопах с наиболее суровыми условиями — взлобках, раздувах и там, где много снега (в нивальных экотопах), и появляется комплекс хионофильных видов (*Carex lachenalii, Cerastium regelii, Minuartia biflora, Ranunculus nivalis, R. pygmaeus, Saxifraga hyperborea*). На раздувах арктические псаммофиты составляют ядро флоры.

Спектры ПФ яров, коротких склонов и шлейфов отличаются от локальной флоры небольшим увеличением доли гипоарктической фракции, а в последней — ростом гипоарктоальпийского элемента (22—25 % против 13 % в локальной флоре). Доля гипоарктов на ярах здесь выше, чем даже в более южной подзоне на Таймыре (Заноха, 1987). Близость спектра ПФ шлейфов к таковым яров и коротких склонов связана с локальными особенностями. На склонах нет торфяного кислого горизонта, являющегося препятствием для монтанных видов, а на шлейфах в этом районе, как правило, имеется минеральный подток, что позволяет расти группе минеротрофных аркто- или гипоарктоальпийских видов (*Eriophorum scheuchzeri, Juncus biglumis, J. castaneus, Eutrema edwardsii, Saxifraga cespitosa, S. hieracifolia, Epilobium davuricum* и др.).

Существенно отличаются от вышеперечисленных спектры сырых интразональных местообитаний — болот, водоемов, мочажин, а также торфяных бугров, понижений и речных террас. Именно они придают спектру ЛФ более южный характер: доля арктической фракции в них 33—39 %, больше представленность гипоарктической (33—48 %) и бореальной (25—40 %) фракций. Хотя наибольшая доля бореальной фракции (40 %) отмечена в водоемах, в силу крайней бедности их ПФ, настоящими проводниками бореальных и особенно арктобореальных видов являются понижения и лощины (13 видов), речные террасы (9) и болота (9). Наибольшая доля (21 %) гипоарктических видов отмечена в ПФ болот и торфяных бугров тундрово-болотных плоско-полигональных комплексов. Такая же закономерность отмечена и на Таймыре (Заноха, 1987). Специфика экологического режима этих местообитаний (олиготрофность, pH почв = 3.5) делает их малопригодными для внедрения многих видов арктической фракции. Среди доминантов в болотах обычны гипоарктические и арктобореальные виды (*Eriophorum polystachion, E. medium, E. russeolum, Carex rotundata, Comarum palustre*), но важнейший — гемистенотопный метаарктический вид *Carex concolor*.

Состав жизненных форм. Виды в ЛФ представлены 26 жизненными формами, которые можно объединить в 13 групп:

1) кустарники — гемипростратные аэроксильные (*Salix lanata, S. glauca*);

2) кустарнички — гемипростратные аэроксильные (*Salix pulchra, S. reptans, S. fuscescens, Betula nana, Ledum decumbens*), простратные аэроксильные (*Salix arctica, S. nummularia, Dryas* spp., *Empetrum subholarcticum*), гемипростратные геоксильные (*Vaccinium uliginosum*), простратные геоксильные (*Salix polaris, Arctous alpina*), ортотропные геоксильные (*Pyrola grandiflora, Vaccinium vitis-idaea*);

3) полукустарнички (*Comarum palustre*);

4) плауны (*Lycopodium selago*);

5) травы монокарпические малолетние стержнекорневые — однолетние (*Koenigia islandica, Gentiana tenella*), двулетние (*Androsace septentrionalis*);

6) травы монокарпические многолетние (*Cochlearia arctica, C. groenlandica, Descurainia sophioides*).

Наиболее разнообразно представлены многолетние поликарпические травы:

7) Стержнекорневые —многоглавые (*Papaver lapponicum, Draba glacialis, D. hirta, Potentilla kuznetzowii, P. stipularis, Oxytropis sordida, Armeria maritima, Castilleja arctica, Pedicularis oederi, Artemisia borealis, Taraxacum ceratophorum*), одногла-

вые (*Sagina intermedia, Eutrema edwardsii, Pachypleurum alpinum, Pedicularis hirsuta, P. verticillata, Campanula rotundifolia, Taraxacum glabrum, T. macilentum, T. nivale*), стелющиеся (*Eremogone polaris, Cerastium jenisejense, C. regelii, Minuartia* spp., *Draba fladnicensis, D. pseudopilosa, Saxifraga bronchialis*), подушковидные (*Minuartia rubella, Cardamine bellidifolia, Draba nivalis, D. oblongata, Saxifraga cespitosa*);

8) Короткокорневищные — плотнодерновинные (*Deschampsia borealis, D. sukatschewii, Festuca brachyphylla, F. ovina, F. vivipara, Phippsia concinna, Puccinellia sibirica,* рыхлодерновинные (*Hierochloe alpina, Koeleria asiatica, Trisetum sibiricum, T. spicatum, Carex lachenalii, Eriophorum brachyantherum, E. vaginatum, Juncus biglumis, Luzula* spp.), дернистые (*Trollius asiaticus, Rumex arcticus, Myosotis asiatica, Antennaria villifera, Senecio congestus, Tripleurospermum hookeri*), клубневые (*Polygonum viviparum, P. ellipticum*), одиночные (*Veratrum lobelianum, Ranunculus borealis, R. monophyllus, R. nivalis, R. pygmaeus, Cardamine pratensis, Saxifraga foliolosa, S. hieracifolia, S. hyperborea, S. nivalis, S. tenuis, Parnassia palustris, Viola biflora, Lagotis minor, Erigeron eriocalyx, Senecio atropurpureus)*, наземноползучие (*Carex rariflora, Caltha arctica, C. palustris, Ranunculus gmelinii, R. hyperboreus*);

9) Длиннокорневищные — кустовые (*Equisetum arvense, E. pratense, E. scirpoides, Alopecurus* spp., *Arctagrostis* spp., *Bromus pumpellianus, Calamagrostis* spp., *Festuca rubra, , Poa* spp., *Carex arctisibirica, C. concolor, C. rotundata, Eriophorum medium, E. russeolum, E. scheuchzeri, Cerastium maximum, Polemonium acutiflorum, Tanacetum bipinnatum*), одиночные (*Equisetum palustre, Arctophila fulva, Dupontia* spp., *Hierochloe pauciflora, Carex quasivaginata, Eriophorum polystachion, Juncus castaneus, Honckenya peploides, Stellaria peduncularis, Rubus chamaemorus, Hippuris lanceolata, Polemonium boreale, Pedicularis lapponica, Pedicularis sudetica, Valerina capitata, Arnica iljinii, Artemisia tilesii, Nardosmia frigida*);

10) Корнеотпрысковые (*Parrya nudicaulis, Rumex graminifolius*);

11) Столонно-луковичные (*Allium schoenoprasum, Lloydia serotina*);

12) Подземностолонные (*Ranunculus lapponicus, Chrysosplenium sibiricum, Saxifraga cernua, Epilobium davuricum, E. palustre*);

13) Плавающие (*Sparganium hyperboreum*).

4 группы (длиннокорневищные, короткокорневищные и стержнекорневые поликарпические травы и кустарнички) включают 88% состава ЛФ, а в ПФ водоразделов и взлобков — 98% состава. Наибольшее разнообразие жизненных форм (по 7—8 групп) отмечено в ПФ водоемов, понижений и коротких склонов, но представлены они лишь 1—2 видами.

Прослеживается, хотя и не однозначно, связь состава жизненных форм с экологическими условиями экотопов. В ПФ класса экотопов с зональной растительностью (VI), а также коротких склонов, т. е. умеренно дренированных местообитаний, преобладают длиннокорневищные травы (30—42%), несколько меньше (23—36%) короткокорневищных. В отличие от спектра локальной флоры значительна (20—24%) доля кустарничков и мало стержнекорневых трав (7—16%). По соотношению жизненных форм к локальной флоре ближе всего ПФ нивальных экотопов: длинно- и короткокорневищных трав здесь примерно поровну (по 33—36%), стержнекорневых трав — 20%, кустарничков — 10%.

Роль стержнекорневых трав существенно возрастает (34—39%) в ПФ сухих и хорошо дренированных экотопов — раздувов, яров и взлобков. Коротко- и длиннокорневищные травы представлены там практически поровну (20—28%), а кустарнички — в минимуме (9—16%).

В классе сырых местообитаний (VII) и на пляжах абсолютно преобладают длиннокорневищные травы (50—62%), примерно одинаковую долю (по 10—20%) составляют короткокорневищные травы и кустарнички. В сырых экотопах присутствуют также травы наземноползучие (2—12%), а на пляжах — корнеотпрысковые (6%). Характерной чертой этих ПФ является полное отсутствие в их составе стержнекорневых трав.

Ландшафтная и парциальная активность видов и широта их экологической амплитуды. Баллы широты экологической амплитуды и ландшафтной активности совпадают не всегда, что следует из схемы определения градаций последней (Юрцев, 1968). Соответственно и кривые распределения видов по градациям ландшафтной активности и экологической амплитуды имеют различную форму (рис. 5). Распределение по баллам широты экологической амплитуды имеет параболическую форму. Стенотопные виды (107) составляют 63 % состава флоры. Далее с увеличением балла, число видов его получивших резко убывает. Виды с широкой экологической амплитудой (балл 4 и 5), то есть освоившие более 10 типов экотопов, оставляют всего 4 % флоры. Строго говоря, эвритопных видов в нашей флоре нет, но балл 5 все-таки присвоен 3 видам, освоившим все местообитания, кроме самых специфических (табл. 3).

Распределение видов по градациям активности представлено одновершинной кривой (рис. 5). Во флоре резко преобладают низкоактивные виды (42 %). В их числе преимущественно стенотопные виды обычные в своем местообитании. Неактивных и среднеактивных видов — примерно поровну (26 и 20 % флоры). Доля видов с повышенной активностью (высоко- и особоактивных) больше (11 %), чем видов с высшими баллами амплитуды.

Среди особоактивных видов 2 гипоарктоальпийских (*Poa alpigena* subsp. *alpigena, Polygonum viviparum*) и 1 арктический (*Salix reptans*). В группе высокоактивных преобладают аркто-альпийские виды (*Festuca rubra* subsp. *arctica, Luzula confusa, Salix nummularia, S. polaris, Saxifraga nelsoniana, Dryas punctata*), следующие — гипоарктоальпийские (*Equisetum arvense* subsp. *boreale, Carex arctisibirica, Betula nana, Ranunculus borealis*), есть 2 арктических (*Alopecurus alpinus, Calamagrostis holmii*), 1 метаарктический вид (*Carex concolor*), 1 гипоарктоальпийский (*Salix lanata*), есть также бореальный (*Festuca ovina*) и арктобореальный (*Eriophorum polystachion*) виды.

Среди наиболее активных видов абсолютно преобладают травянистые длиннокорневищные поликарпики, меньше — простратных кустарничков, единично представлены травы короткокорневищные плотнодерновинные и короткокорневищно-клубневые.

Большое проективное покрытие в сообществах Западносибирской Арктики имеет немного видов сосудистых растений, потому и высшие баллы (5 или 6) парциальной активности получают в различных ПФ по (0) 1—3 (4) вида. Балл 7 не получил ни один вид. Баллы 3 и 4 в наших условиях следует расценивать как достаточно высокие, показывающие важную роль вида в ПФ и растительном покрове данного экотопа. Доля этих категорий в составе ПФ — (13) 20—43 (46) % (рис. 6). Более всего (46 %) видов с повышенной активностью на ярах, где растут полидоминантные луговые сообщества и практически нет мохового покрова, и примерно столько же (43 %) их

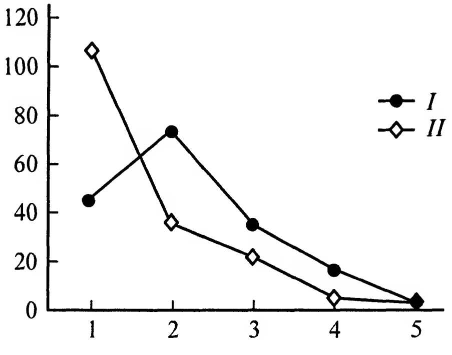


Рис. 5. Распределение видов в локальной флоре по баллам ландшафтной активности (*I*) и широты экологической амплитуды (*II*).

По оси ординат — число видов, по оси абсцисс — баллы активности.

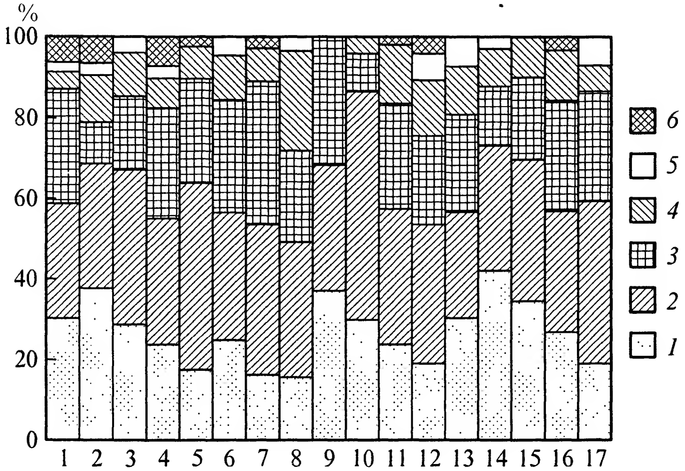


Рис. 6. Распределение видов в парциальных флорах по баллам парциальной активности.

По оси ординат — доля видов, %; по оси абсцисс — номера парциальных флор (соответствуют табл. 1). *1—6* — баллы активности.

на речных террасах, где представлены мезофитные разнотравные ивняки. Но на ярах больше видов с парциальной активностью 4, а на террасах — 3 балла. В большинстве ПФ абсолютно преобладают (более 60 %) виды с низкой парциальной активностью (баллы 1 и 2), малочисленные и непостоянно встречающиеся, более всего (73—87 %) их в экотопах с отсутствием сомкнутого покрова (раздувы, оползни). Балл 1 получили или очень редкие виды, или виды, не свойственные данному экотопу, но имеющие довольно широкую экологическую амплитуду (3). Последние обычно имеют более высокую активность в части местообитаний. Некоторые стенотопные виды (эрозиофилы *Deschampsia sukatschewii, Arctagrostis arundinacea,* болотные *Dupontia psilosantha, Carex rotundata,* или водные *Hippuris lanceolata*), напротив, при низкой ландшафтной активности (2) имеют высокую парциальную активность (3—4) в освоенном типе экотопов.

Обсуждение и выводы

Флора низовьев р. Тиникяха довольно богатая для Западносибирской Арктики. Учитывая наши неопубликованные данные, можно заключить, что уровень 170—180 видов обычен для ЛФ Гыданского полуострова в этой подзоне. Как отмечалось для подзон южных гипоарктических и арктических тундр (Ребристая, Хитун, 1994; Хитун, Ребристая, 1998), гыданские флоры богаче ямальских и беднее, чем таймырские. Это справедливо и для подзоны северных гипоарктических тундр. Флора сходной по ландшафту территории в низовьях р. Рагозинка в северо-западной части Таймыра представлена 201 видом (Матвеева, Заноха, 1997), в районе слияния рек Логата и Сонасыты-яму в центральной части Таймыра — 196 (Поспелова, 1994), а центральноямальские локальные флоры насчитывают по 140—155 видов (Ребристая, Хитун, 1998).

Различия в видовом богатстве ПФ отражают степень благоприятности экологических условий в экотопах. Диапазон от 15—20 видов в самых бедных до 60—70 в самых богатых характерен для всех изученных на полуострове пунктов, независимо от подзоны (Хитун, 1998). Повсюду самыми богатыми являются самые теплые склоны-яры, самыми бедными — крайние по условиям водоемы и песчаные раздувы и пляжи. Некоторый прирост богатства к северу прослеживается в ПФ водоразделов и пологих склонов. Одновременно с выпадением гипоарктических кустарников и кустарничков, доминировавших в южных тундрах, происходит внедрение видов разнотравья арктической фракции, что обусловлено некоторым изменением эдафических условий в этом типе экотопов — уменьшением мощности торфянистого горизонта, небольшим повышением pH верхних горизонтов почвы (Хитун, 1998). Эта тенденция особенно заметна в арктических тундрах, но начинается она именно в северных гипоарктических тундрах. На Гыданском п-ове эта тенденция намного заметнее, чем на Ямале. Богатство ПФ водоразделов в «Тиникяхе» (46 видов) занимает промежуточное положение между южными тундрами (35—40) и арктическими (50—60).

Внутриландшафтная структура флоры типична для западносибирского сектора. Наиболее очевидна связь видового состава ПФ с условиями влагообеспеченности. Небольшая перегруппировка в распределении типов экотопов в классы имеется практически во всех изученных пунктах и отражает местную специфику, так как одинаковые по топографическому положению местообитания в разных местностях не идентичны по условиям. Сравнение экотопологической структуры ЛФ в разных подзонах показывает тенденцию к уменьшению числа выделяемых классов: от 12 в южных тундрах (Хитун, 1991) до 8 в северных гипоарктических и 6 в арктических (Хитун, Ребристая, 1998). Причина не только в выпадении ряда южных «фитогенных» экотопов (ольховники и ивняки на склонах), но и в значительном нивелировании различий условий в экотопах при общем увеличении суровости климата и увеличении доли видов с широкой экологической амплитудой, осваивающих все подходящие местообитания и усиливающих сходство состава ПФ различных типов экотопов.

В составе локальной и всех парциальных флор абсолютно преобладают циркумполярные виды. Большое сходство долготных спектров всех изученных на Гыданском п-ове флор показывает, что эта характеристика малочувствительна для внутрирегиональных и тем более внутриландшафтных сравнений, однако, как показало сравнение флор на протяженном долготном градиенте (Юрцев и др., 2001), она отражает особенности истории флор региона и полезна для флорогенетических построений. Широтные спектры зональных и сырых интразональных (долинные болота, заболоченные межувальные лощины, а также речные террасы) местообитаний существенно различаются. Последние отклоняют спектр ЛФ в «южную» сторону, а зональное положение лучше всего отражают спектры водоразделов и близких к ним по условиям экотопов. Как показано на Ямале (Ребристая, 2000), широтные спектры болот, хотя и более «южные» по сравнению с локальной флорой, хорошо отражают подзональное положение. Соотношение фракций в болотной ПФ в «Тиникяхе» очень близко к указанному для болот Ямала в этой подзоне. Спектры самых суровых по условиям местообитаний (взлобков, раздувов) напоминают таковые арктических флор.

Соотношение жизненных форм в ЛФ характерно для низменных, сильно заболоченных ландшафтов Западносибирской Арктики. Оно практически такое же, как в центральноямальских флорах (Ребристая, Хитун, 1998) и отличается от спектра таймырской флоры «Тарея» (Полозова, 1978) абсолютным преобладанием длиннокорневищных трав и понижением доли стержнекорневых трав (22% против 32% в «Тарее») и кустарников. Последних во флоре всего 2 вида — *Salix lanata* и *S. glauca*, другие виды рода *Salix* и *Betula nana* имеют форму кустарничка.

В ЛФ абсолютно преобладают низкоактивные виды. Специфичность кривых распределения видов по градациям активности для подзон была показана на Таймыре (Матвеева, 1998). Данные проведенного исследования (Хитун, 1998) подтверждают эту закономерность. Доля неактивных видов во флоре понижается при продвижении к северу. Виды с повышенной ландшафтной активностью (балл 3 и выше) составляют 1/3 состава флоры. Среди них преобладают арктоальпийские и гипоарктоальпийские виды. Соотношение долготных фракций в этой группе немного отличается от флоры в целом: чуть меньше циркумполярных (46%) и сибирских (15%), больше евразиатских (37%) и столько же европейских (2%).

В ПФ экотопов также наибольшую долю составляют виды с низкой парциальной активностью, ценотическая роль которых в сложении растительного покрова своих местообитаний минимальна. Подобная закономерность в фитоценологии охарактеризована как сверхразнообразие (Василевич, 1992) и важна для обеспечения способности к восстановлению в ходе сукцессии. Наиболее активные во флоре виды имеют и высокую парциальную активность во многих освоенных ими экотопах, являются доминантами или содоминантами тундровых сообществ. Это согласуется с представлением о супердоминантности (Матвеева, 1998), когда наиболее приспособленные и конкурентноспособные виды осваивают все подходящие экотопы и становятся в них доминирующими.

Благодарности

Выражаю благодарность О. В. Ребристой, Н. В. Матвеевой, Б. А. Юрцеву, В. В. Петровскому, Т. М. Королевой, Т. Г. Полозовой, И. В. Чернядьевой и И. Н. Урбанавичене за ценные советы и консультации, А. А. Звереву за предоставленные компьютерные программы и помощь в их освоении, H. Hytteborn (Norwegian University of Science and Technology) и J. Prudhomme (Linnean Botanical Society) за личную поддержку и внимание к моей работе. Работа выполнена при поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 98-04-49614 и 01-04-49795) и стипендии Norwegian Research Council.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев М. П. Флора лишайников низовьев реки Чугорьяха (юго-западная часть Гыданского полуострова), Западносибирская Арктика // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 8. С. 39—50.

Арктическая флора СССР. М.; Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Атлас Тюменской области. М.; Тюмень, 1971. Вып. 1.

Василевич В. И. Альфа-разнообразие растительных сообществ и факторы его определяющие // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 162—171.

Галанин А. В. Флора и растительность Усть-Чаунского биологического стационара (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 9. С. 1174—1187.

Городков Б. Н. Работы Гыданской экспедиции Академии наук по пути к истокам р. Гыды // Докл. АН СССР. Сер. А. 1928. № 7. С. 113—117.

Городков Б. Н. Почвы Гыданской тундры // Тр. Полярной комиссии АН СССР. 1932. Вып. 7. С. 1—78.

Заноха Л. Л. Опыт анализа парциальных флор сосудистых растений в подзоне южных тундр Таймыра // Бот. журн. 1987. Т. 22. № 7. С. 925—932.

Зверев А. А. Сравнительный анализ флор с помощью компьютерной системы «IBIS» // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 284—288.

Марина Л. В. Внутриландшафтная активность видов флоры Висимского заповедника // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб., 2000. С. 263—274.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений северо-западной части полуострова Таймыр // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 1—19.

Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978. С. 154—159.

Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений в различных подзонах Таймырской тундры // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., 1981. С. 265—281.

Поспелова Е. Б. Флора северной части бассейна реки Логата (Центральный Таймыр) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 14—24.

Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Парциальные флоры двух смежных ландшафтов подзоны типичных тундр Центрального Таймыра: эколого-топологическая дифференциация // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 28—47.

Программы флористических исследований разной степени детальности // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики / Отв. ред. Б. А. Юрцев. Л., 1987. С. 219—229.

Пяк А. И., Зверев А. А. Опыт сравнительного анализа локальных флор с помощью прикладного статистического пакета BIOSTAT // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 5. С. 64—75.

Ребристая О. В. Сосудистые растения болотных сообществ полуострова Ямал // Сибирский экологический журнал. 2000. № 5. С. 585—595.

Ребристая О. В., Творогов В. А., Хитун О. В. Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 22—35.

Ребристая О. В., Хитун О. В. Флора сосудистых растений низовьев реки Чугорьяха (юго-западная часть Гыданского полуострова, Западносибирская Арктика) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 8. С. 68—77.

Ребристая О. В., Хитун О. В. Флора Центрального Ямала // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 37—52.

Сёмкин Б. И. Дескриптивные множества и их приложение // Исследование систем. 1. Анализ сложных систем. Владивосток, 1973. С. 83—94.

Справочник по климату СССР. Л., 1965. Вып. 17. Ч. II.

Справочник по климату СССР. Л., 1968. Вып. 17. Ч. IV.

Толмачев А. И. Предварительный отчет о поездке в низовья Енисея и в прибрежную часть Гыданской тундры летом 1926 г. // Изв. АН СССР. 1926. Сер. 6. № 18. С. 1655—1680.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Хитун О. В. Флористическая характеристика экотопов двух локальных флор на Тазовском полуострове (Западная Сибирь) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1466—1476.

Хитун О. В. Анализ экотопологической структуры двух локальных флор на Тазовском полуострове (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1561—1570.

Хитун О. В. Сравнительный анализ локальных и парциальных флор в двух подзонах Западносибирской Арктики (п-ова Гыданский и Тазовский) // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 173—201.

Хитун О. В., Ребристая О. В. Растительность и экотопологическая структура флоры окрестностей мыса Хонорасале (арктические тундры Гыданского полуострова) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 21—37.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Чернядьева И. В. Листостебельные мхи низовьев реки Чугорьяха (юго-западная часть Гыданского полуострова, Западносибирская Арктика) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 8. С. 57—67.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

Юрцев Б. А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 13—28.

Юрцев Б. А., Петровский В. В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 7—66.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Королева Т. М. и др. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 1—27.

Ямало-Гыданская область. Л., 1977. 310 с.

Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // J. Vegetation Sci. 1994. Vol. 5. P. 765—776.

SUMMARY

Flora of the Tinikyakha lower reaches (west coast of the Gydansky Peninsula, northern hypoarctic tundra subzone) numbers 172 taxa of vascular plants (85 genera, 34 families). Distribution of the species throughout 17 types of habitats was analysed. On the base of their partial floras similarity, the habitats were joined into 8 classes, reflecting moisture gradient. Diversity of the partial floras varies from 15 to 65 species. On the base of projective cover and constancy estimates in each habitat type, partial activity of each species was evaluated. Landscape activity and ecological tolerance of species were analyzed as well. Non-active and low active species (hemistenotopic with low abundance and low constancy in their habitats) predominate both in the local and the partial floras. Differences in taxonomic, geographic and biomorphological structure between the partial floras and the local flora on a whole are shown. Rather big similarity of the partial floras is caused by unifying role of a little group of high active species. Among the latter arctic-alpine long-rhizomatous policarpic herbs are prevailing.

УДК 581.9 (571.121)

© Л. Л. Заноха

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОКРЕСТНОСТЕЙ ОЗЕРА СОБАЧЬЕ (ЫТ-КЮЭЛЬ), ПЛАТО ПУТОРАНА (СЕВЕР СРЕДНЕЙ СИБИРИ)

L. L. ZANOKHA. FLORA OF VASCULAR PLANTS OF SOBACHYE LAKE (YT-KYUEL) VICINITIES, PUTORANA PLATEAU (NORTHERN MIDDLE SIBERIA)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 12. 01. 2000

Флора сосудистых растений в окр. оз. Собачье (Ыт-Кюэль), плато Путорана, насчитывает 272 вида (9 видов включают по 2 подвида) из 133 родов и 45 семейств. По соотношению широтных и долготных элементов она относится к северным азиатским высокогорно-лесным флорам. В ней равным числом представлены широтные элементы (бореальные, гипоарктические и арктические) и долготные (циркумполярные и азиатские), что согласуется с расположением территории на границе тундровой и бореальной зон. При переходе от лесного пояса к нивальному поясу число видов, родов и семейств уменьшается в 10, 6 и 3 раза соответственно. По направлению к вершине число бореальных видов сокращается в 7 раз, гипоарктических — в 2.5 раза, тогда как арктические и арктоальпийские растения распределяются равномерно.

Ключевые слова: флора, Путорана, географические элементы, таксономическая структура.

Плато Путорана, расположенное на северо-западной окраине Средне-Сибирского плоскогорья, относится к типу столообразных гор, максимальная высота которых достигает 1700 м над ур. м.[1] Террасированные склоны, расчлененные глубокими распадками, многочисленные речки и ручьи, стекающие в озера, находящиеся в межгорных котловинах, многолетние снежники на вершинах и зелень лесов у подножия придают горам удивительно живописный вид. Природа плато Путорана необычайно интересна. Здесь проходят границы между бореальной и тундровой зонами, Западной и Восточной Сибирью, а также между областями переноса атлантических и арктических масс воздуха.

Планомерное ботаническое изучение этого региона было начато в 1960-е годы сотрудниками Научно-исследовательского ин-та сельского хозяйства Крайнего Севера (Норильск) и Дудинской землеустроительной экспедиции, затем было продолжено ботаниками Сибирского ин-та физиологии и биохимии растений (Иркутск) под руководством Л. И. Малышева. Результатом многолетних исследований сибирских ученых в этом регионе стала коллективная монография «Флора Путорана» (1976), содержащая аннотированный список и карты ареалов 569 видов сосудистых растений. В ее аналитической части, помимо разностороннего флористического анализа, большое внимание уделено историческим аспектам становления флоры региона. Сведения о флоре содержатся также в работах других авторов (Кожевников, Андреева, 1980; Кожевников, 1981, 1982, 1984, 1986; Куваев, Лазарев, 1981; Куваев, 1983). Значительная часть опубликованных материалов относится к изучению конкретных флор отдельных участков плато. Большое внимание привлекают работы, в которых обсуждаются особенности распределения видов по высотному градиенту (Куваев, 1980; Ухачева, Кожевников, 1984, 1987).

---

[1] Здесь и далее все высоты над ур. м.

Методика исследования

В течение 2 полевых сезонов (1996—1997 гг.) в окр. оз. Собачье (Ыт-Кюэль) на кордоне Путоранского заповедника работала совместная экспедиция института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (Москва) и Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (С.-Петербург). Одной из задач экспедиции было изучение флоры этой территории и анализ распределения видов от лесного до нивального пояса. Флористическое обследование территории проводилось методом конкретных флор. На территории площадью около 50 км², включающей все высотные пояса, выявлена флора сосудистых растений и собран гербарий, который хранится в БИН. Составлены дифференцированные списки растений для лесного, подгольцового, гольцового и пояса нивальных пустынь с учетом их активности в пределах каждого из них. В подгольцовом поясе отмечены виды, растущие по краю террасы 600 м, растительный покров которой отличается от ее внутренней части, в гольцовом поясе — виды, встречающиеся на террасе 600 м и на склоне между террасами 600 и 700 м, в нивальном поясе — на террасах 700 и 900 м.

В статье приняты следующие географические группы: широтные—арктические (А), арктоальпийские (АА), гипоарктические (ГА), бореальные (Б), полизональные (П); долготные—циркумполярные (Ц), азиатские (АЗ), в том числе виды, заходящие на американский континент, сибирские (С), включая западносибирские и восточносибирские, европейско-западносибирские (ЕВ).

Характеристика участия вида в ландшафте дана по 5-балльной шкале активности (Юрцев, 1968), дополнительным знаком «ч» отмечены виды, встреченные единично. Латинские названия видов даны по «Арктической флоре СССР» (1960—1987), частично — по сводке С. К. Черепанова (1995).

Характеристика района исследования

Ландшафты. Оз. Собачье, шир. 1—3 км и протяженностью около 46 км, находится в северо-западной части плато Путорана. Нами была обследована флора восточной оконечности озера в месте впадения р. Хоронен (69° 10′ с. ш., 91° 55′ в. д.). Расположенное в узкой межгорной котловине, озеро в этой части имеет небольшой изгиб, благодаря которому исследованный участок защищен от сильных ветров. Щебнистый, реже песчаный берег озера имеет ширину от нескольких до 50 м. Подъем в горы местами начинается почти от самого уреза воды. Террасированные склоны, ориентированные в южном и северном направлениях, изрезаны глубокими распадками. На высотах 600, 700 и 900 м имеются террасы с сортированными каменными кругами на поверхности, представляющие собой пятна мелкозема диам. до 5—6 м с бордюром из валунов. Скальные обрывы, щебнистые осыпи, нагромождения камней и курумы встречаются на любой высоте.

Климат. Плато Путорана почти целиком находится в поясе субарктического климата на границе Атлантической и Сибирской областей (Алисов, 1956). Его западная часть, где расположено оз. Собачье, испытывает влияние атлантического циклона и отличается от восточной, более континентальной, сильными ветрами, частой облачностью, большим количеством атмосферных осадков (до 1000 мм/год) и довольно мощным в лесном поясе (70—100 см) снежным покровом (Справочник..., 1967; Пармузин, 1975: Горные..., 1986).

Растительность. В окр. оз. Собачье представлены лесной, подгольцовый, гольцовый и нивальный пояса.

Лесной пояс. Согласно геоботаническому районированию плато Путорана, район оз. Собачье относится к северотаежному западному округу (Водопьянова, 1976). Характерной чертой растительности является содоминирование в древесном ярусе *Larix sibirica, Picea obovata* и *Betula czerepanovii* (Михайлов, 1959), отсутствующих в восточной части плато.

Верхняя граница лесного пояса в зависимости от экспозиции проходит на высоте 250 м (северные склоны) и 400 м (южные). Наиболее широко распространены смешанные березово(*Betula czerepanovii*)-елово(*Picea obovata*)-лиственничные (*Larix sibirica*) леса с подлеском из *Salix hastata* и *Alnus fruticosa*. На участках, наиболее защищенных в зимнее время, таких как пологие горные шлейфы, уходящие в долину р. Хоронен, изредка попадаются небольшие фрагменты лесов с доминированием *Picea obovata*. Это наиболее восточные форпосты еловых лесов западносибирского типа. Большой процент отмерших деревьев говорит о неблагоприятной для них здесь климатической обстановке. Вдоль берега озера и по берегам горных речек узкой полосой тянутся древовидные или кустарниковые заросли ив (выс. до 4—5 м), образованные *Salix dasyclados* и *S. viminalis*. К заболоченным узким протокам в устье р. Хоронен приурочены ивняки из *Salix hastata* и *S. jenisseensis*. На южных склонах в верхней части лесного пояса встречаются красочные луга из *Angelica decurrens, Geranium albiflorum, Solidago dahurica, Tanacetum boreale, Trollius asiaticus* и *Veratrum lobelianum*. По песчаным и галечниковым днищам временных водотоков распространены пионерные группировки из *Calamagrostis langsdorffii, Campanula rotundifolia, Dianthus repens, Erigeron acris, Festuca rubra, Trisetum agrostideum*. Здесь же изредка попадаются мощные шпалеры *Dryas grandis* диам. до 1.5 м. Многочисленные выходы породы на склонах горных террас независимо от их экспозиции покрыты мхом *Racomitrium lanuginosum* и папоротником *Dryopteris fragrans*.

Подгольцовый пояс (пояс горных кустарников) начинается выше границы леса и поднимается до высоты 600 м, захватывая край террасы 600 м. Характерная черта растительного покрова на склонах — мощные, местами труднопроходимые заросли *Alnaster fruticosa* выс. до 3 м, которые тянутся почти сплошной полосой, прерываемой только руслами рек. Иногда среди массивов ольховника встречаются небольшие участки криволесий из *Betula czerepanovii*, по форме роста не отличающейся от ольхи. На южных, хорошо защищенных участках в верхней части склона формируются красочные лужки из *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus, Festuca rubra* subsp. *arctica, Hedysarum hedysaroides, Poa alpigena, Ranunculus borealis*. На краю террасы 600 м развиты сообщества, по составу и структуре наиболее близкие к южным тундрам на п-ове Таймыр (Матвеева, Заноха, 1986а). Здесь попадаются небольшие фрагменты кустарниково(*Betula nana, Ledum palustre* subsp. *decumbens*)-травяно(*Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*)-моховых(*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*) пятнистых тундр. Вокруг обводненных мочажин встречаются заболоченные ивняки из *Salix lanata* с *Carex saxatilis* subsp. *laxa* в травяном ярусе и с *Calliergon sarmentosum* в моховом.

Гольцовый пояс тянется узкой полосой на высоте 600 м. В растительном покрове преобладают кустарничково-травяно-моховые тундры с доминированием *Dryas punctata* в более дренированных и *Salix polaris* — в более сырых условиях. Вдоль водотоков обычны травяно-моховые группировки с обилием *Lagotis glauca* subsp. *minor, Ranunculus sulphureus, R. nivalis*, мхов *Calliergon sarmentosum* и *Bryum* sp. Необычайно своеобразны сообщества из *Festuca altaica*, развитые в нижней части склона, соединяющего террасы 600 и 700 м. Горизонтальной структурой и обилием опада на поверхности грунта они напоминают степи. Выше по склону, на выположенных его участках, распространены дриадово-куртинные группировки из *Dryas punctata*.

Нивальный пояс (пояс нивальных пустынь) начинается с высоты 700 м. Бóльшая часть поверхности террас 700 и 900 м и склон между ними заняты нагромождениями камней или щебнистыми осыпями. На участках мелкозема в глубине террасы формируются разреженные сообщества, по составу и структуре близкие к сообществам полярных пустынь сибирского сектора Арктики и отчасти к растительности снежников тундровой зоны Таймыра. Самый обильный вид из цветковых — *Deschampsia borealis* (проективное покрытие до 15 %), образует небольшие дерновинки. Из других видов относительно регулярно встречаются *Cerastium regelii, Lagotis glauca* subsp. *minor, Oxyria digyna, Ranunculus sulphureus, Saxifraga cernua, S. hyperborea, S. tenuis*. Среди мхов более или менее обильна *Dicranoweisia crispula*. Ее небольшие подушки диам. 5—15 см вместе с *Deschampsia borealis* создают характерный рисунок куртинно-подушечного типа горизонтальной структуры. Остальные виды мхов (*Andreaea rupestris, Hygrohypnum polare, Polytrichastrum alpinum, Racomitrium canescens, Sanionia uncinata*) и лишайников (*Cetraria delisei, Cladonia stricta, C. pleurota*) — постоянный, но не обильный их компонент.

Результаты

Флористическое богатство. Флора сосудистых растений окр. оз. Собачье насчитывает 272 вида (9 видов включают по 2 подвида) из 133 родов и 45 семейств (табл. 1), что составляет около половины флоры всего плато. Обнаружено несколько новых для плато Путорана цветковых растений. Это бореальные виды *Carex rhynchophysa, C. vesicata, Cimicifuga foetida, Puccinellia jenisseiensis, Seseli condensatum* и арктические *Potentilla arenosa* и *Taraxacum lateritium*, для которых в этой части плато, вероятно, проходят соответственно северная и южная границы распространения. Для *Carex vesicata* район оз. Собачье еще и наиболее западная точка нахождения. Большинство этих видов встречаются единично и только осоки достаточно обильны.

По числу видов изученная флора заметно богаче флор окр. озер Баселак (228) и Богатырь (160), где лесной пояс не выражен (Водопьянова, Крогулевич, 1974). Но в ряду флор территорий с аналогичной структурой поясности она чуть беднее некоторых из них, из-за слабой представленности в районе оз. Собачье болотных и пойменных местообитаний, например: оз. Хантайское — 311 видов (Флора..., 1976), оз. Капчук — 310 (Горные фитоценотические системы Субарктики, 1986).

Основная тенденция изменений по высотным поясам — уменьшение числа таксонов всех уровней. Наиболее резко от подножия к вершине изменяется число видов, от 217 в лесном поясе до 26 на террасе 900 м. С увеличением высоты в 10 раз во столько же раз сокращается видовое богатство. При переходе к каждому следующему высотному поясу этот показатель снижается приблизительно на 1/3 от предыдущего уровня. Число таксонов более высокого ранга от лесного (43 семейства и 118 родов) к поясу нивальных пустынь (14 семейств и 20 родов) сокращается более плавно (соответственно в 6 и 3 раза). Обеднение происходит, главным образом, за счет маловидовых родов и семейств. Но во флорах террас 700 и 900 м число видов сокращается и в многовидовых таксонах, отчего они переходят в разряд маловидовых или даже совсем выпадают из состава флоры. Главной причиной сокращения богатства таксонов всех уровней безусловно является ухудшение климатических условий с увеличением высоты, но может быть обусловлено и экологическими причинами. Из-за отсутствия переувлажненных местообитаний в подгольцовом поясе не найдены многие гипоарктические виды (*Eriophorum brachyantherum, Juncus triglumis, J. leucochlamys, Ranunculus lapponicus* и др.), отмеченные в лесном.

Таксономическая структура. 10 ведущих семейств объединяют 66.5 % (181) видов. Одно- и двувидовые семейства составляют 48.9 % от их общего состава (табл. 2). Неожиданно бедно, даже по сравнению с флорой соседнего оз. Капчук, в исследованном районе представлены сем. *Scrophulariaceae* (4 вида) и род *Pedicularis* (2 вида), но в целом количественные характеристики изученной флоры в общих чертах повторяют аналогичные показатели флоры плато Путорана.

Для систематической структуры флоры оз. Собачье характерно сочетание признаков флор как бореального, так и арктического типа. На бореальные особенности указывает состав многовидовых семейств, в первую очередь ведущее положение *Poaceae, Cyperaceae* и *Asteraceae* (Толмачев, 1974). Эти же семейства наиболее многочисленны и в северотаежных флорах Западной Сибири, Якутии, Западной Чукотки (Васина, 1989; Заславская, 1992; Петровский, Плиева, 1994). К числу арктических признаков следует отнести присутствие среди многовидовых семейства *Saxifragaceae* (9-е место — 10 видов), обычно малочисленное в бореальных флорах. С другой стороны, учитывая, что распространение этого семейства тесно связано с горами, данный таксономический факт отражает ландшафтную ситуацию района. Среди родов наибольшее число видов содержат *Carex, Salix, Poa, Saxifraga* и *Ranunculus* (табл. 3). Следует отметить чуть бо́льшую «арктичность» родовой структуры по сравнению со спектром ведущих семейств. Так, род *Saxifraga* во флоре озера по числу видов занимает 4-е место. Остальные многовидовые роды являются общими как для бореальных, так и гипоарктических флор, в частности на юге тундровой зоны п-ова Таймыр (Матвеева, Заноха, 1986б). Очень высокий процент родов, представ-

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов сосудистых растений на высотном градиенте в окрестностях оз. Собачье

Вид	Высотный пояс						
	лесной	подгольцовый		гольцовый		нивальный	
	от уреза воды до 300—400 м	от 300—400 до 600 м	край террасы 600 м	терраса 600 м	склон между террасами 600 и 700 м	терраса 700 м	терраса 900 м
Cardamine bellidifolia L.	4	4	4	4	4	3	4
Chamerion latifolium (L.) Holub	4	3	5	5	r	4	5
Dryas punctata Juz.	5	3	3	3	3	4	5
Luzula nivalis (Laest.) Spreng.	5	5	4	4	4	5	5
Oxyria digyna (L.) Hill	4	4	3	3	4	3	5
Saxifraga cernua L.	4	3	4	3	5	3	5
S. nelsoniana D. Don	4	4	4	3	4	4	5
S. spinulosa Adams	3	3	5	4	3	5	5
Stellaria edwardsii R. Br.	5	5	4	5	4	r	5
Poa arctica R. Br.	r	5	5	5	r	—	5
Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm	4	4	5	5	4	4	3
Cerastium regelii Ostenf. subsp. *regelii*	r	—	r	5	5	3	3
Lagotis glauca Gaertn. subsp. *minor* (Willd.) Hult.	5	—	3	3	3	4	r
Saxifraga tenuis (Wahlenb.) H. Smith	4	4	—	4	5	3	4
Poa alpina L.	3	3	4	4	—	r	r
Salix polaris Wahlenb.	—	5	3	3	4	3	4
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	—	5	4	4	3	4	5
Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst.	—	5	—	—	—	4	4
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	—	—	3	3	4	2	2
Petasites sibiricus (J. F. Gmel.) Dingwall	—	—	4	4	4	5	5
Poa paucispicula Scribn. et Merr.	—	—	5	4	5	4	5
Ranunculus sulphureus C. J. Phipps	—	—	3	3	—	3	5
Saxifraga hyperborea R. Br.	—	—	r	5	—	4	5
Carex ensifolia Turcz. ex V. Krecz. subsp. *arctisibirica* Jurtz.	—	—	3	—	—	3	4
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	—	—	—	5	—	5	5
Draba pauciflora R. Br.	—	—	—	—	—	4	5
Carex melanocarpa Cham. ex Trautv.	4	3	3	4	3	5	—
Cassiope tetragona (L.) D. Don	r	4	3	4	5	5	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Высотный пояс						
	лесной	подгольцовый		гольцовый		нивальный	
	от уреза воды до 300—400 м	от 300—400 до 600 м	край террасы 600 м	терраса 600 м	склон между террасами 600 и 700 м	терраса 700 м	терраса 900 м
Equisetum scirpoides Michx.	4	r	5	4	5	r	—
Hierochloë alpina (SW.) Roem. et Schult.	4	4	3	5	4	5	—
Luzula confusa Lindeb.	5	4	4	4	4	5	—
Minuartia verna (L.) Hiern	4	5	5	5	4	r	—
Myosotis alpestris F. W. Schmidt subsp. *asiatica* Vestergr. ex Hult.	4	3	4	3	4	3	—
Pachypleurum alpinum Ledeb.	4	3	4	3	3	r	—
Polygonum viviparum L.	4	4	4	4	4	5	—
P. bistorta L. subsp. *bistorta*	5	4	3	3	4	5	—
Taraxacum macilentum Dahlst.	5	4	5	—	5	4	—
Arabis petraea (L.) Lam. subsp. *septentrionalis* (N. Busch) Tolm.	4	4	—	5	3	5	—
S*agina intermedia* Fenzl	4	—	r	—	5	r	—
Saxifraga foliolosa R. Br.	r	—	r	r	—	r	—
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.	—	4	4	4	4	5	—
Parrya nudicaulis (L.) Regel	—	5	3	4	3	5	—
Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb.	—	5	5	4	5	5	—
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge subsp *villosum*	—	—	4	4	4	5	—
Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrenk et Mart. subsp. *arctica* (Tolm.) A. et D. Löve	—	—	5	5	5	r	—
Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf.	—	—	4	4	5	5	—
Vaccinium vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.	—	—	3	4	3	5	—
Ranunculus pygmaeus Wahlenb.	—	—	5	5	—	r	—
Salix lanata L. subsp. *lanata*	—	—	4	5	—	r	—
Arnica iljinii (Maguire) Iljin	5	3	4	5	5	—	—
Dryopteris fragrans (L.) Schott	2	3	5	5	5	—	—
Erigeron eriocephalus J.Vahl	5	5	5	5	r	—	—
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov	4	4	5	4	5	—	—
Poa alpigena (Blytt) Lindm. subsp. *alpigena*	5	5	5	4	5	—	—
Stellaria ciliatosepala Trautv.	4	4	4	5	5	—	—
Thalictrum alpinum L.	4	4	5	4	r	—	—
Valeriana capitata Pall. ex Link	5	4	4	4	4	—	—
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	2	4	5	—	r	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Высотный пояс						
	лесной	подгольцовый		гольцовый		нивальный	
	от уреза воды до 300—400 м	от 300—400 до 600 м	край террасы 600 м	терраса 600 м	склон между террасами 600 и 700 м	терраса 700 м	терраса 900 м
Potentilla nivea L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz.	5	4	4	—	r	—	—
Saxifraga nivalis L.	5	5	r	—	r	—	—
Silene paucifolia Ledeb.	4	4	5	—	5	—	—
Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm.	5	4	3	—	r	—	—
Minuartia biflora (L.) Schinz. et Thell.	5	r	—	4	5	—	—
Petasites frigidus (L.) Fries	5	—	4	4	5	—	—
Pyrola rotundifolia L. var. *grandiflora* (Radius) Fern.	5	—	r	—	r	—	—
Vaccinium uliginosum L. subsp. *uliginosum*	3	4	—	—	—	—	—
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	—	5	4	5	5	—	—
Festuca vivipara (L.) Smith	—	5	4	4	4	—	—
Senecio resedifolius Less.	—	4	4	5	4	—	—
Pedicularis dasyantha Hadač	—	5	5	—	r	—	—
Taraxacum glabrum DC.	—	3	r	—	r	—	—
Saxifraga cespitosa L.	—	5	—	—	r	—	—
Claytonia joanneana Schult.	—	—	5	5	4	—	—
Polemonium boreale Adams	—	—	r	—	r	—	—
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. subsp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm.	—	—	r	—	5	—	—
Arabis alpina L.	4	5	5	5	—	—	—
Atragene sibirica L.	4	3	r	r	—	—	—
Carex vaginata Tausch subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch.	3	3	4	5	—	—	—
Elymus kronokensis (Kom.) Tzvel. subsp. *kronokensis*	4	5	5	r	—	—	—
Festuca altaica Trin.	4	4	4	3	—	—	—
Geranium albiflorum Ledeb.	4	3	r	5	—	—	—
Juniperus sibirica Burgsd.	3	3	r	r	—	—	—
Parnassia palustris L.	4	5	r	r	—	—	—
Poa glauca Vahl	4	4	5	r	—	—	—
P. palustris L.	3	4	4	5	—	—	—
Ranunculus glabriusculus Rupr.	4	4	5	5	—	—	—
Saussurea parviflora (Poir.) DC.	4	3	5	5	—	—	—
Solidago dahurica Kitag.	4	3	5	5	—	—	—
Tofieldia coccinea Richards.	4	4	4	5	—	—	—
Trisetum agrostideum (Laest.) Fries	3	3	5	4	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Высотный пояс						
	лесной	подгольцовый		гольцовый		нивальный	
	от уреза воды до 300—400 м	от 300—400 до 600 м	край террасы 600 м	терраса 600 м	склон между террасами 600 и 700 м	терраса 700 м	терраса 900 м
Trollius asiaticus L.	3	3	4	4	—	—	—
Veratrum lobelianum Bernh.	3	3	5	4	—	—	—
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub	3	5	—	r	—	—	—
Betula cherepanovii Orlova	2	3	—	r	—	—	—
Viola biflora L.	3	4	—	5	—	—	—
Dracocephalum nutans L.	4	3	—	5	—	—	—
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	3	4	—	r	—	—	—
Carex tripartita All.	r	—	5	5	—	—	—
Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. subsp. *groenlandica* (Schrank) Matuszk.	4	—	5	5	—	—	—
Caltha arctica R. Br.	4	—	4	5	—	—	—
Carex misandra R. Br.	5	—	3	4	—	—	—
Juncus biglumis L.	5	—	5	5	—	—	—
Carex eleusinoides Turcz. ex Kunth.	4	—	—	5	—	—	—
Salix reticulata L.	—	5	4	5	—	—	—
Carex macrogyna Turcz. ex Steud.	—	5	—	5	—	—	—
Potentilla gelida C. A. Mey. subsp. *boreoasiatica* Jurtz. et Kamel.	—	5	—	4	—	—	—
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	—	—	5	5	—	—	—
Carex saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela	—	—	3	5	—	—	—
Draba glacialis Adams	—	—	5	4	—	—	—
Equisetum arvense L. subsp *boreale* (Bong.) Tolm.	—	—	3	3	—	—	—
Ranunculus nivalis L.	—	—	4	5	—	—	—
Rumex arcticus Trautv.	—	—	5	3	—	—	—
Aster alpinus L.	4	3	5	—	—	—	—
Betula nana L.	3	2	5	—	—	—	—
Calamagrostis purpurascens R. Br.	4	3	5	—	—	—	—
Campanula rotundifolia L.	4	4	5	—	—	—	—
Carex parallela (Laest.) Sommerf. subsp. *redowskiana* (C. A. Mey.) Egor.	3	3	4	—	—	—	—
Dianthus repens Willd.	4	3	5	—	—	—	—
Draba hirta L.	r	r	r	—	—	—	—
Festuca rubra L. subsp. *rubra*	4	4	r	—	—	—	—
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. subsp. *arcticum* (B. Fedtsch.) P. W. Ball	5	4	5	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Высотный пояс						
	лесной	подгольцовый		гольцовый		нивальный	
	от уреза воды до 300—400 м	от 300—400 до 600 м	край террасы 600 м	терраса 600 м	склон между террасами 600 и 700 м	терраса 700 м	терраса 900 м
Larix sibirica Ledeb.	1	4	r	—	—	—	—
Picea obovata Ledeb.	2	4	r	—	—	—	—
Potentilla stipularis L.	r	5	r	—	—	—	—
Rhodiola rosea L.	5	4	r	—	—	—	—
Salix boganidensis Trautv.	3	3	4	—	—	—	—
Thymus reverdattoanus Serg.	3	3	r	—	—	—	—
Cerastium jenisejense Hult.	3	—	5	—	—	—	—
Deschampsia glauca C. Hartm.	r	—	5	—	—	—	—
Epilobium davuricum Fisch.	5	—	5	—	—	—	—
Eriophorum russeolum Fries	5	—	r	—	—	—	—
Orthilia secunda (L.) House subsp. *obtusata* (Turcz.) Böcher	4	—	r	—	—	—	—
Salix saxatilis Turcz. ex Ledeb.	5	—	r	—	—	—	—
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.	r	—	r	—	—	—	—
Astragalus alpinus L. subsp. *arcticus* (Bunge) Hult.	—	5	5	—	—	—	—
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.	—	4	r	—	—	—	—
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	—	5	r	—	—	—	—
Oxytropis nigrescens (Pall.) Fisch.	—	r	5	—	—	—	—
Antennaria villifera Boriss.	—	—	r	—	—	—	—
Carex glacialis Mackenz.	—	—	5	—	—	—	—
Eriophorum vaginatum L.	—	—	5	—	—	—	—
Ledum palustre L. subsp. *decumbens* (Ait.) Hult.	—	—	5	—	—	—	—
Petasites glacialis (Ledeb.) Polun.	—	—	5	—	—	—	—
Salix glauca L.	—	—	5	—	—	—	—
S. pulchra Cham.	—	—	r	—	—	—	—
Saxifraga hieracifolia Waldst. ex Kit.	—	—	r	—	—	—	—
Alnaster fruticosa (Rupr.) Ledeb.	1	1	—	—	—	—	—
Angelica deccurens (Ledeb.) B. Fedtsch.	3	4	—	—	—	—	—
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.	3	5	—	—	—	—	—
Calamagrostis langsdorffii (Link) Trin.	2	3	—	—	—	—	—
Carex media R. Br.	4	r	—	—	—	—	—
C. sabynensis Less. ex Kunth	3	3	—	—	—	—	—

Вид	Высотный пояс						
	лесной	подгольцовый		гольцовый		нивальный	
	от уреза воды до 300—400 м	от 300—400 до 600 м	край террасы 600 м	терраса 600 м	склон между террасами 600 и 700 м	терраса 700 м	терраса 900 м
Chamerion angustifolium L.	3	4	—	—	—	—	—
Chrysosplenium alternifolium L.	4	5	—	—	—	—	—
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.	4	4	—	—	—	—	—
C. montana (Lam.) Desv.	4	5	—	—	—	—	—
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs	4	5	—	—	—	—	—
Equisetum arvense L. subsp. *arvense*	3	3	—	—	—	—	—
E. pratense Ehrh.	3	5	—	—	—	—	—
Erigeron acris L.	3	4	—	—	—	—	—
F*estuca brachyphylla* L.	4	4	—	—	—	—	—
Galium boreale L.	3	4	—	—	—	—	—
Gymnocarpium jessoense (Koidz.) Koidz.	3	3	—	—	—	—	—
Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrenk et Mart. subsp. *selago*	4	4	—	—	—	—	—
Ledum palustre L. subsp. *palustre*	3	4	—	—	—	—	—
Linnaea borealis L.	3	5	—	—	—	—	—
Lonicera caerulea L. subsp. *altaica* (Pall.) Gladkova	5	4	—	—	—	—	—
Lycopodium annotinum L. subsp. *pungens* (Desv.) Hult.	4	5	—	—	—	—	—
L. clavatum L. subsp. *monostachyon* (Grev. et Hook.) Selander	4	4	—	—	—	—	—
Oxytropis adamsiana (Trautv.) Jurtz.	5	3	—	—	—	—	—
Pedicularis lapponica L.	3	4	—	—	—	—	—
Poa nemoralis L.	2	3	—	—	—	—	—
P. transbaicalica Roshev.	4	3	—	—	—	—	—
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	4	3	—	—	—	—	—
Pyrola rotundifolia L. var. *incarnata* (DC.) A. Khokhr.	3	4	—	—	—	—	—
Ribes glabellum (Trautv. et C. A. Mey.) Hedl.	3	4	—	—	—	—	—
Rosa acicularis Lindl.	3	4	—	—	—	—	—
Rubus arcticus L.	3	4	—	—	—	—	—
R. sachalinensis Lévl. (*R. matsumuranus* Lévl.)	4	5	—	—	—	—	—
Rumex acetosa L. subsp. *lapponicus* Hiit.	4	4	—	—	—	—	—
Salix hastata L.	3	3	—	—	—	—	—
Sorbus sibirica Hedl.	3	5	—	—	—	—	—

Вид	Высотный пояс						
	лесной	подгольцовый		гольцовый		нивальный	
	от уреза воды до 300—400 м	от 300—400 до 600 м	край террасы 600 м	терраса 600 м	склон между террасами 600 и 700 м	терраса 700 м	терраса 900 м
Spiraea media Franz Schmidt	3	3	—	—	—	—	—
Stellaria peduncularis Bunge	3	4	—	—	—	—	—
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.	3	5	—	—	—	—	—
Taraxacum ceratophorum DC.	5	5	—	—	—	—	—
Thalictrum minus L.	3	3	—	—	—	—	—
Trientalis europaea L.	3	3	—	—	—	—	—
Vaccinium vitis-idaea L. subsp. *vitis-idaea*	3	4	—	—	—	—	—
Cardamine macrophylla Willd.	3	3	—	—	—	—	—

Примечание. В таблицу не включены виды, встреченные в подгольцовом поясе — *Arctous alpina* (L.) Niedenzu (4), *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (5), *Carex fuscidula* V. Krecz. ex Egor. (*C. capillaris* L. subsp. *fuscidula* (V. Krecz. ex Egor.) A. et D. Löve) (5), *Dendranthema mongolicum* (Ling) Tzvel. (4), *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl (4), *Oxytropis arctica* R. Br. subsp. *taimyrensis* Jurtz. (г), *Potentilla arenosa* (Turcz.) Juz. (г), *Salix fuscescens* Anderss. (4), *Cystopteris dickieana* R. Sim (4); в лесном поясе — *Achillea impatiens* L. (4), *Agrostis clavata* Trin. (5), *Allium schoenoprasum* L. (3), *A. strictum* Schrad. (5), *Alopecurus aequalis* Sobol. (г), *Andromeda polifolia* subsp. *pumila* V. Vinogr. (4), *Astragalus norvegicus* Grauer (= A. *oroboides Hornem.*) (5), *Barbarea orthoceras* Ledeb. (4), *Bromopsis pumpelliana* (Scribn.) Holub (г), *Carex appendiculata* (Trautv. et C. A. Mey.) Kük. (4), *Carex aquatilis* Wahlenb. subsp. *aquatilis* (4), *Carex aterrima* Hoppe (4), *C. holostoma* Drej. (5), *C. juncella* (Fries) Th. Fries (3), *C. lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm. (5), *C. loliacea* L. (4), *C. rhynchophysa* C. A. Mey. (4), *C. vesicata* Meinsh. (4), *Calamagrostis holmii* Lange (5), *C. lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm. (5), *Cardamine pratensis* L. subsp. *pratensis* (5), *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht. subsp. *beeringianum* (г), *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench (4), *Cimicifuga foetida* L. (г.), *Cirsium helenioides* (L.) Hill (г), *Comarum palustre* L. (4), *Delphinium elatum* L. subsp. *elatum* (4), *Deschampsia sukatschewii* (Popl.) Roshev. (5), *Descurainia sophioides* (Fisch ex Hook.) O. E. Schulz (5), *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub (4), *Dryas grandis* Juz. (4), *Elymus confusus* (Roshev.) Tzvel. (г), *E. macrourus* (Turcz.) Tzvel. subsp. *turuchanensis* (Reverd.) Tzvel (4), *E. jacutensis* (Drob.) Tzvel. (г), *Eriophorum brachyantherum* Trautv. (4), *E. scheuchzeri* Hoppe (5), *E. polystachion* L. (4), *Festuca rubra* L. subsp. *arctica* (Hack.) Govor. (г), *Galium uliginosum* L. (4), *Gastrolychnis angustiflora* Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhanczikov (г), *Goodyera repens* (L.) R. Br. (4), *Hierochloë odorata* (L.) Beauv. (4), *Juncus brachyspathus* Maxim. (4), *J. leucochlamys* Zing. ex V. Krecz. (5), *J. triglumis* L. (5), *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej. subsp. *sibirica* V. Krecz. (г), *L. parviflora* (Ehrh.) Desv. (г), *Moneses uniflorum* (L.) A. Gray (5), *Myosotis palustris* L. (4), *Orthilia secunda* (L.) House subsp. *secunda* (5), *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. (5), *Peucedanum ruthenicum* Bieb. (4), *Pinguicula villosa* L. (г), *Pleurospermum uralense* Hoffm. (г), *Poa alpigena* (Blytt) Lindm. subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky (г), *P. pratensis* L. (3), *P. sublanata* Reverd. (г), *Polygonum aviculare* L. (5), *Populus tremula* L. (5), *Potentilla inquinans* Turcz. (5), *Puccinelila hauptiana* V. Krecz. (5), *P. jenisseiensis* (Roshev.) Tzvel. (г), *Pyrola minor* L. (5), *Ranunculus lapponicus* L. (4), *R. monophyllus* Ovcz. (г), *R. propinquus* C. A. Mey. (incl. *R. borealis* Trautv.) (г), *R. repens* L. (5), *Ribes triste* Pall. (5), *Rorippa palustris* (L.) Bess. (*R. islandica* auct.) (г), *Rubus chamaemorus* L. (5), *Salix alaxensis* Cov. (3), *S. dasyclados* Wimm. (2), *S. jenisseensis* (Fr. Schmidt) B. Floder. (3), *S. viminalis* L. (3), *S. phylicifolia* L. (4), *Seseli condensatum* (L.) Reichenb. fil. (5), *Stellaria fischeriana* Ser. (5), *Taraxacum lateritium* Dahlst. (г), *Tripleurospermum hookeri* Sch. Bip. (5), *Vaccinium myrtillus* L. (3), *Veronica longifolia* L. (4), *Viola epipsiloides* A. et D. Löve (г), *Woodsia glabella* R. Br. (5). Здесь и в табл. 2 и 3 прочерк — отсутствие таксона.

Порядок расположения видов определяется характером их распределения по высотно-растительным поясам, в пределах групп видов с одинаковым распределением на высотном градиенте — по алфавиту. Цифры обозначают активность видов по Б. А. Юрцеву (1966).

ленных 1 или 2 видами (80.4 %), объясняется сочетанием на территории флоры лесных и тундровых ландшафтов.

Таксономическая структура флор очень сильно меняется на высотном градиенте: уменьшается число многовидовых семейств. Доля 1—2 видовых семейств возрастает (табл. 2). Только 2 семейства (*Poaceae* и *Saxifragaceae*) входят в число ведущих во флорах всех высотных уровней. Состав и порядок расположения других семейств зависят от высоты. Во флоре лесного пояса 2-е и 3-е места занимают *Cyperaceae* и *Asteraceae* соответственно. В число ведущих входят также сем. *Salicaceae, Ericaceae,*

ТАБЛИЦА 2

Распределение семейств сосудистых растений в конкретной флоре (КФ) и на высотном градиенте в окр. оз. Собачье

Семейство	Число видов КФ	Высотный пояс						
		лесной	подгольцовый		гольцовый		нивальный	
		от уреза воды до 300—400 м	от 300—400 до 600 м	край террасы 600 м	терраса 600 м	склон между террасами 600 и 700 м	терраса 700 м	терраса 900 м
Poaceae	38	32	16	18	15	6	5	5
Cyperaceae	26	20	7	10	7	1	2	1
Asteraceae	24	15	16	14	10	9	4	2
Caryophyllaceae	17	14	10	12	8	11	6	2
Ranunculaceae	15	12	5	8	8	1	2	1
Rosaceae	15	12	11	4	3	3	2	2
Salicaceae	15	9	5	7	3	1	2	1
Brassicaceae	13	9	7	6	5	3	4	2
Juncaceae	8	8	2	3	3	2	2	1
Saxifragaceae	10	7	7	7	6	6	6	5
Polygonaceae	6	5	4	4	4	3	3	1
Onagraceae	3	3	2	2	1	1	1	1
Scrophulariaceae	4	3	2	2	1	2	1	1
Papaveraceae	1	1	1	1	1	1	1	1
Ericaceae	9	8	5	4	2	3	2	
Appiaceae	5	5	2	1	1	1	1	
Equisetaceae	3	3	3	2	2	1	1	
Boraginaceae	3	2	1	2	2	2	2	
Huperziaceae	1	1	1	1	1	1	1	
Polypodiaceae	7	6	6	1	1	1		
Valerianaceae	1	1	1	1	1	1		
Pyrolaceae	4	4	1	2	—	1		
Empetraceae	1	1	1	1	—	1		
Polemoniaceae	2	1	1	1	—	1		
Portulacaceae	1	—	—	1	1	1		
Liliaceae	5	4	3	3	2			
Betulaceae	3	3	3	1	1			
Cupressaceae	1	1	1	1	1			
Geraniaceae	1	1	1	1	1			
Lamiaceae	2	2	2	1	1			
Parnassiaceae	1	1	1	1	1			
Lycopodiaceae	4	4	3	—	1			
Violaceae	2	2	1	—	1			
Fabaceae	6	3	5	3				
Pinaceae	2	2	2	2				
Campanulaceae	1	1	1	1				
Crassulaceae	1	1	1	1				
Caprifoliaceae	2	2	2					
Grossulariaceae	2	2	1					
Rubiaceae	2	2	1					

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Семейство	Число видов КФ	Высотный пояс						
		лесной	подгольцовый		гольцовый		нивальный	
		от уреза воды до 300—400 м	от 300—400 до 600 м	край террасы 600 м	терраса 600 м	склон между террасами 600 и 700 м	терраса 700 м	терраса 900 м
Orobanchaceae	1	1	1					
Primulaceae	1	1	1					
Lentibulariaceae	1	1	—					
Orchidaceae	1	1	—					
Ophioglossaceae	1	—	1					
Число семейств	45	43	41	35	30	25	19	14
Число 1—2 видовых семейств	22	22	25	21	19	17	13	12
Доля 1—2 видовых семейств от общего числа семейств, %	48.9	51.2	61.0	60.0	63.3	68.0	68.4	85.7

ТАБЛИЦА 3

Распределение родов сосудистых растений по числу видов в конкретной флоре и на высотном градиенте в окр. оз. Собачье

Род	Число видов КФ	Высотный пояс						
		лесной	подгольцовый		гольцовый		нивальный	
		от уреза воды до 300—400 м	от 300—400 до 600 м	край террасы 600 м	терраса 600 м	склон между террасами 600 и 700 м	терраса 700 м	терраса 900 м
Carex	21	16	7	8	7	1	2	1
Poa	11	9	7	6	6	3	2	3
Saxifraga	9	6	6	7	6	6	6	5
Salix	14	8	5	7	3	1	2	1
Luzula	4	4	2	2	2	2	2	1
Stellaria	4	4	3	2	2	2	1	1
Cardamine	3	3	2	1	1	1	1	1
Dryas	2	2	1	1	1	1	1	1
Papaver	1	1	1	1	1	1	1	1
Chamerion	2	2	2	1	1	1	1	1
Oxyria	1	1	1	1	1	1	1	1
Cerastium	3	3	—	3	1	2	1	1
Deschampsia	3	2	—	1	1	1	1	1
Lagotis	1	1	—	1	1	1	1	1
Petasites	3	1	—	3	2	2	1	1
Taraxacum	5	3	4	2	—	2	2	1
Draba	3	1	1	2	1	—	1	1

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Род	Число видов КФ	Высотный пояс						
		лесной	подгольцовый		гольцовый		нивальный	
		от уреза воды до 300—400 м	от 300—400 до 600 м	край террасы 600 м	терраса 600 м	склон между террасами 600 и 700 м	терраса 700 м	терраса 900 м
Ranunculus	8	5	1	4	4	—	2	1
Novosieversia	1	—	1	1	1	1	1	1
Phippsia	1	—	—	—	1	—	1	1
Polygonum	3	3	2	2	2	2	2	—
Equisetum	3	3	3	2	2	1	1	—
Arabis	2	2	2	1	2	1	1	—
Myosotis	2	2	1	1	1	1	1	—
Vaccinium	3	3	2	2	1	2	1	—
Hierochloë	2	2	1	1	1	1	1	—
Minuartia	4	2	3	3	4	4	3	—
Saussurea	2	1	2	2	2	1	1	—
Cassiope	1	1	1	1	1	1	1	—
Huperzia	1	1	1	1	1	1	1	—
Pachypleurum	1	1	1	1	1	1	1	—
Parrya	1	—	1	1	1	1	1	—
Sagina	1	1	—	1	—	1	1	—
Eritrichium	1	—	—	1	1	1	1	—
Potentilla	5	3	4	2	1	1	—	—
Festuca	4	3	4	3	2	1	—	—
Thalictrum	2	2	2	1	1	1	—	—
Dryopteris	2	2	2	1	1	1	—	—
Gastrolychnis	2	2	1	1	1	1	—	—
Arnica	1	1	1	1	1	1	—	—
Valeriana	1	1	1	1	1	1	—	—
Erigeron	2	2	2	1	1	1	—	—
Pyrola	2	2	1	1	—	1	—	—
Empetrum	1	1	1	1	—	1	—	—
Pedicularis	2	1	2	1	—	1	—	—
Polemonium	2	1	1	1	—	1	—	—
Silene	1	1	1	1	—	1	—	—
Claytonia	1	—	—	1	1	1	—	—
Crepis	1	—	1	1	1	1	—	—
Senecio	1	—	1	1	1	1	—	—
Juncus	4	4	—	1	1	—	—	—
Calamagrostis	5	5	2	2	1	—	—	—
Elymus	4	4	1	1	1	—	—	—
Betula	2	2	2	1	1	—	—	—
Geranium	1	1	1	1	1	—	—	—
Parnassia	1	1	1	1	1	—	—	—
Atragene	1	1	1	1	1	—	—	—
Rumex	2	1	1	1	1	—	—	—
Solidago	1	1	1	1	1	—	—	—
Antennaria	2	1	1	1	1	—	—	—
Trisetum	2	2	1	2	1	—	—	—
Juniperus	1	1	1	1	1	—	—	—
Tofieldia	1	1	1	1	1	—	—	—

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Род	Число видов КФ	Высотный пояс						
		лесной	подгольцовый		гольцовый		нивальный	
		от уреза воды до 300—400 м	от 300—400 до 600 м	край террасы 600 м	терраса 600 м	склон между террасами 600 и 700 м	терраса 700 м	терраса 900 м
Trollius	1	1	1	1	1	—	—	—
Veratrum	1	1	1	1	1	—	—	—
Diphasiastrum	2	2	1	—	1	—	—	—
Viola	2	2	1	—	1	—	—	—
Dracocephalum	1	1	1	—	1	—	—	—
Caltha	1	1	—	1	1	—	—	—
Arctagrostis	1	—	—	1	1	—	—	—
Rubus	3	3	2	1	—	—	—	—
Oxytropis	3	1	3	1	—	—	—	—
Aster	1	1	1	1	—	—	—	—
Larix	1	1	1	1	—	—	—	—
Ledum	1	1	1	1	—	—	—	—
Picea	1	1	1	1	—	—	—	—
Campanula	1	1	1	1	—	—	—	—
Dianthus	1	1	1	1	—	—	—	—
Hedysarum	1	1	1	1	—	—	—	—
Rhodiola	1	1	1	1	—	—	—	—
Thymus	1	1	1	1	—	—	—	—
Eriophorum	5	4	—	2	—	—	—	—
Epilobium	1	1	—	1	—	—	—	—
Orthilia	1	1	—	1	—	—	—	—
Astragalus	2	1	1	1	—	—	—	—
Erysimum	1	—	1	1	—	—	—	—
Lloydia	1	—	1	1	—	—	—	—
Cystopteris	3	2	3	—	—	—	—	—
Galium	2	2	1	—	—	—	—	—
Lycopodium	2	2	2	—	—	—	—	—
Ribes	2	2	1	—	—	—	—	—
Alnaster	1	1	1	—	—	—	—	—
Angelica	1	1	1	—	—	—	—	—
Boschniakia	1	1	1	—	—	—	—	—
Chrysosplenium	1	1	1	—	—	—	—	—
Gymnocarpium	1	1	1	—	—	—	—	—
Linnaea	1	1	1	—	—	—	—	—
Lonicera	1	1	1	—	—	—	—	—
Rosa	1	1	1	—	—	—	—	—
Sorbus	1	1	1	—	—	—	—	—
Spiraea	1	1	1	—	—	—	—	—
Tanacetum	1	1	1	—	—	—	—	—
Trientalis	1	1	1	—	—	—	—	—
Arctous	1	—	1	—	—	—	—	—
Botrychium	1	—	1	—	—	—	—	—
Dendranthema	1	—	1	—	—	—	—	—
Moehringia	1	—	1	—	—	—	—	—
Allium	2	2	—	—	—	—	—	—
Puccinellia	2	2	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Род	Число видов КФ	Высотный пояс						
		лесной	подгольцовый		гольцовый		нивальный	
		от уреза воды до 300—400 м	от 300—400 до 600 м	край террасы 600 м	терраса 600 м	склон между террасами 600 и 700 м	терраса 700 м	терраса 900 м
Achillea	1	1	—	—	—	—	—	—
Agrostis	1	1	—	—	—	—	—	—
Alopecurus	1	1	—	—	—	—	—	—
Andromeda	1	1	—	—	—	—	—	—
Barbarea	1	1	—	—	—	—	—	—
Bromopsis	1	1	—	—	—	—	—	—
Chamaedaphne	1	1	—	—	—	—	—	—
Cimicifuga	1	1	—	—	—	—	—	—
Cirsium	1	1	—	—	—	—	—	—
Comarum	1	1	—	—	—	—	—	—
Delphinium	1	1	—	—	—	—	—	—
Descurainia	1	1	—	—	—	—	—	—
Goodyera	1	1	—	—	—	—	—	—
Moneses	1	1	—	—	—	—	—	—
Oxycoccus	1	1	—	—	—	—	—	—
Peucedanum	1	1	—	—	—	—	—	—
Pinguicula	1	1	—	—	—	—	—	—
Pleurospermum	1	1	—	—	—	—	—	—
Populus	1	1	—	—	—	—	—	—
Rorippa	1	1	—	—	—	—	—	—
Seseli	1	1	—	—	—	—	—	—
Tripleurospermum	1	1	—	—	—	—	—	—
Veronica	1	1	—	—	—	—	—	—
Woodsia	1	1	—	—	—	—	—	—
Число родов	133	118	94	83	63	47	34	20
Число 1—2 видовых родов	107	98	82	74	57	44	32	18
Доля 1—2 видовых родов от общего числа родов флоры, %	80.4	83.1	87.2	89.2	90.5	93.6	94.1	90.0

Juncaceae. Во флоре подгольцового пояса в составе многовидовых семейств появляется сем. *Fabaceae*, характерное для горных территорий. Но в целом семейственные характеристики обоих поясов еще достаточно похожи, а небольшие вариации в порядке расположения семейств объясняются разным набором экотопов. Так, например, 5-е место сем. *Cyperaceae* и наличие всего 2 представителей сем. *Juncaceae* во флоре подгольцового пояса являются следствием отсутствия там переувлажненных местообитаний. Во флорах гольцового и нивального поясов на фоне уменьшения числа видов в ряде многовидовых семейств заметно возрастает относительная роль *Saxifragaceae* (при сохранении его абсолютной численности). Число видов в разных семействах сокращается непропорционально: существенно в *Ericaceae, Rosaceae, Salicaceae,* отчего эти семейства переходят в разряд маловидовых уже во флоре террасы 600 м. В семействах *Asteraceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae* обеднение более постепенно: они еще достаточно богаты во флоре террасы 700 м. Лишь на террасе 900 м эти семейства уже представлены единичными видами.

Соотношение многовидовых родов на высотном градиенте меняется более скачкообразно. На отрезке от лесного пояса к террасе 600 м наиболее многочисленны роды *Carex, Poa, Ranunculus, Salix* и *Saxifraga* (табл. 3). Во флорах террас 700 и 900 м из них остается только 1 род *Saxifraga.* Еще несколько родов содержат по 4 вида: в лесном поясе — *Calamagrostis, Elymus, Juncus, Eriophorum,* в подгольцовом — *Taraxacum, Festuca, Potentilla.* В гольцовом поясе все они переходят в разряд маловидовых. Важным показателем является доля 1—2 видовых родов. В отличие от аналогичного показателя семейств он мало варьирует от лесного к нивальному поясу. Одной из причин этого может быть более интенсивное сокращение числа родов на высотном градиенте.

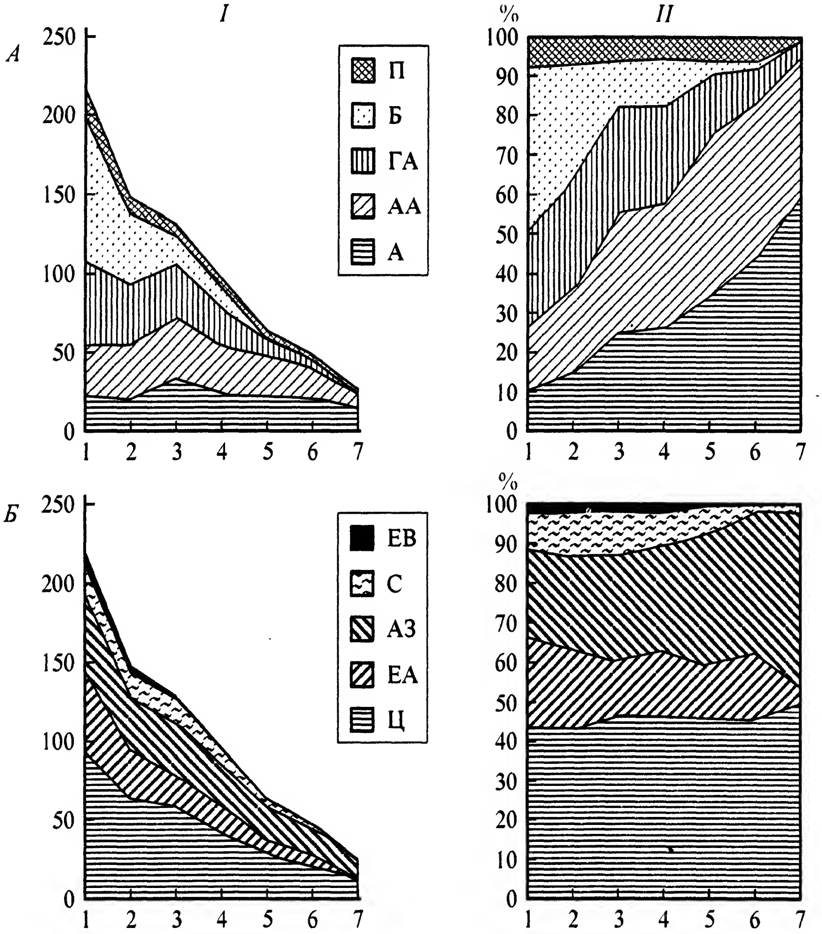
Анализ географических элементов

Широтные элементы. Во флоре оз. Собачье арктическая, гипоарктическая и бореальная фракции представлены близким числом видов (табл. 4). Это же характерно и для значительной части многовидовых семейств (*Poaceae, Caryophyllaceae, Cyperaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Brassicaceae, Asteraceae*). Семейства *Saxifragaceae* и *Fabaceae* состоят в основном из арктических и арктоальпийских растений, среди *Salicaceae, Ericaceae, Polypodiaceae* и *Lycopodiaceae* больше бореальных и гипоарктических видов. Таким образом, широтный состав многовидовых семейств объясняет изменения в таксономической структуре флор по высотным поясам. В группе маловидовых семейств преобладают бореальные и гипоарктические растения. Это те же самые семейства и виды, что и во флоре юга тундровой зоны п-ова Таймыр (Матвеева, Заноха, 1986б), но здесь условия для них более оптимальные.

ТАБЛИЦА 4

Распределение видов по географическим группам в конкретной флоре (КФ) и на высотном градиенте в окр. оз. Собачье

Географические группы	КФ	Высотный пояс						
		лесной	подгольцовый		гольцовый		нивальный	
		от уреза воды до 300—400 м	от 300—400 до 600 м	край террасы 600 м	терраса 600 м	склон между террасами 600 и 700 м	терраса 700 м	терраса 900 м
Широтные								
Арктическая	42	22	21	32	24	22	21	16
Арктоальпийская	45	33	33	39	31	26	19	9
Гипоарктическая	74	53	40	36	23	10	4	1
Бореальная	94	92	44	16	12	2	1	
Полизональная	17	17	11	8	5	4	3	
Долготные								
Циркумполярная	115	94	64	60	43	29	22	13
Азиатская	70	49	35	35	25	21	17	11
Сибирская	28	21	16	15	8	5	1	1
Евразиатская	55	49	30	18	17	9	8	1
Европейская	4	4	3	2	2			
Всего	272	217	148	130	95	64	48	26



Распределение видов по географическим (широтным — *А*, долготным — *Б*) группам по высотным поясам в окр. оз. Собачье.

По оси абсцисс: *1* — лесной пояс, *2* — подгольцовый пояс, *3* — край террасы 600 м, *4* — терраса 600 м, *5* — склон между террасами 600 и 700 м, *6* — терраса 700 м, *7* — терраса 900 м; по оси ординат: I — абсолютное число видов, II — доля от общего числа видов, %.

Похожее распределение по широтным группам можно видеть и на родовом уровне. Растения арктической фракции преобладают в родах *Saxifraga, Poa, Luzula, Stellaria, Minuartia, Taraxacum.* Бореальные и гипоарктические виды образуют основу родов *Carex, Juncus, Salix, Ranunculus, Calamagrostis* и *Elymus.* В целом же и среди многовидовых, и маловидовых родов арктическая, гипоарктическая и бореальная фракции представлены, как и в конкретной флоре, пропорционально.

На высотном профиле меняется распределение видов с различным широтным ареалом (см. рисунок). Граница распространения бореальных видов проходит на высоте 600 м. Число бореальных видов, составляющих ядро флоры лесного пояса (92 вида), в подгольцовом поясе сокращается в 2 раза и почти в 7 раз на террасе 600 м. В этой группе выше всех поднимаются растения дренированных местообитаний. Некоторые из них (*Trisetum agrostideum, Trollius asiaticus, Veratrum lobelianum, Dracocephalum nutans, Equisetum scirpoides*) еще достаточно обычны в растительном покрове террасы 600 м.

Высотный диапазон распространения гипоарктических видов чуть шире. Так, во флоре террасы 700 м отмечены *Carex melanocarpa, Salix lanata, Minuartia verna.*

По сравнению с бореальными видами число их сокращается не так резко. От лесного пояса к нивальному поясу число растений этой группы уменьшается менее чем в 2.5 раза

В отличие от бореальных и гипоарктических растений число видов арктической фракции мало варьирует по высотным поясам. Многие арктические и арктоальпийские виды встречаются, и даже нередко, в лесном и подгольцовом поясах на затененных участках скал, на ложах снежников, вдоль сырых участков берегов рек и ручьев (*Cassiope tetragona, Myosotis asiatica, Oxyria digyna, Saxifraga punctata, S. cernua, S. cespitosa*).

Долготные элементы. Характерной чертой долготной структуры флоры окр. оз. Собачье является близкое число циркумполярных и азиатских растений, которые вместе составляют около 80% видов (табл. 4). Растения с азиатским (включая сибирскую группу) распространением образуют основу большинства многовидовых семейств и родов лесного и подгольцового поясов, циркумполярные — ведущих таксонов гольцового пояса. Евразиатские виды составляют менее 1/5 всех видов (18.7%). Самая малочисленная группа видов с преимущественно европейским ареалом. В окрестностях озера она представлена *Betula nana, B. cherepanovii, Ranunculus glabriusculus* и *Salix phylicifolia*. Полученные соотношения сохраняются и во флорах высотных поясов несмотря на различия в богатстве и составе видов (см. рисунок). Лишь во флоре террасы 900 м отмечено чуть больше циркумполярных и меньше азиатских растений.

Заключение

Положение изученной территории на границе тундровой и бореальной зон в сочетании с горным ландшафтом и связанной с ним высотной дифференциацией определяет ее флористическое своеобразие. Характерная черта конкретной флоры окр. оз. Собачье — сочетание в ней признаков флор обеих зон. К числу признаков флор арктического типа (Толмачев, 1974) относится довольно высокий процент видов (66.5%), которые объединяют 10 ведущих семейств. В то же время сам набор многовидовых семейств и доля (48.9%) маловидовых (по 1—2 вида) скорее говорят о ее принадлежности к бореальным флорам. Сходство изученной флоры с флорами Арктики прослеживается также в ее широтно-географической структуре, для которой характерно пропорциональное представительство арктической, гипоарктической и бореальной фракций. Такое соотношение типично для флор юга тундровой зоны полуостровов Ямал, Гыдан и Таймыр. Напротив, высокий процент азиатских видов (38%), свидетельствующий о ее значительной региональной специфичности в общем несвойствен флорам тундровых территорий. По соотношению долготных групп исследованная флора занимает промежуточное положение между флорами тундровой зоны с преобладанием циркумполярных растений и южных высокогорий, для которых характерен перевес комплекса азиатских видов (Малышев, 1965; Красноборов, 1976). Такая структура вполне согласуется с ее географическим положением. В целом же по соотношению широтных и долготных географических элементов изученная флора является северной азиатской высокогорно-лесной флорой (Флора Путорана, 1976).

Таксономические и широтно-географические характеристики флоры окр. оз. Собачье близки аналогичным показателям флор таких обширных регионов, как Большеземельская тундра, Полярный Урал, Арктическая Якутия (Ребристая, 1977). Несмотря на значительное превосходство последних и по видовому богатству, и особенно по размерам изученной территории, у них с конкретной флорой оказались похожими соотношения видов с различным широтным распространением и спектры ведущих семейств. На важность последнего показателя для характеристики флор в связи с их зональным положением обращали внимание А. И. Толмачев (1974) и Л. И. Малышев (1965). Естественно, что это сходство является следствием зональной или высотно-поясной дифференциации территорий, приводящей к формированию близких флористических комплексов. При этом различия в площади оказываются менее существенными.

Число видов, родов и семейств уменьшается от лесного пояса к нивальному поясу в 10, 6 и 3 раза соответственно. Изменяются таксономическая структура и соотношение видов с различным широтным распространением. Оба показателя довольно специфичны для флор разных высотно-растительных поясов. Среди представителей различных широтно-географических групп наиболее чувствительны к ухудшению климатических условий бореальные и гипоарктические растения. Число арктических и арктоальпийских видов по высотным поясам варьирует слабо, а увеличение их процентного содержания во флорах нивального пояса связано с уменьшением числа видов в 2 других фракциях. В отличие от широтной структуры соотношение долготных элементов устойчиво. Во флорах, отличающихся между собой в несколько раз по видовому богатству, соотношение циркумполярных, азиатских (включая сибирские) и евразиатских видов не меняется. Стабильность этого показателя ранее была отмечена при анализе зональных рядов флор в разных секторах Арктики (Матвеева, Заноха, 1997; Хитун, 1998).

Автор приносит свою искреннюю благодарность директору Путоранского заповедника В. В. Ларину за содействие в организации и проведении полевых исследований; В. В. Петровскому (БИН РАН) за помощь в определении гербарного материала. Н. В. Матвеевой (БИН РАН) за помощь и советы при подготовке рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке подпрограммы «Биологическое разнообразие» ФЦНТП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники гражданского назначения», программы ГНТП России «Комплексные исследования океанов и морей Арктики и Антарктики» (раздел 05.09) и Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 96-04-51080, 96-15-97924 и 97-04-48952).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алисов Б. П. Климат СССР. М., 1956. 127 с.

Арктическая флора СССР. М.; Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Васина А. Л. Сосудистые растения заповедника «Малая Сосьва» (аннотированный список сосудистых растений) // Флора и фауна заповедников СССР. М., 1989. 48 с.

Водопьянова Н. С. Растительность Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 11—31.

Водопьянова Н. С., Крогулевич Р. Е. Гольцовая флора окрестностей озера Богатырь (плато Путорана, Заенисейский Север) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 883—894.

Горные фитоценотические системы Субарктики. Л., 1986. 292 с.

Заславская Т. М. О флоре сосудистых растений бассейна верхнего течения реки Яны (Северная Якутия) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 86—97.

Кожевников Ю. П. Эколого-флористические исследования на реках Индигирке, Колыме и на северо-западе плато Путорана. Геогр. общ-во СССР. Л., 1981. Ч. 1. Деп. ВИНИТИ 17.11.81, № 5275—81 деп; 1982. Ч 2. Деп. ВИНИТИ 17.11.81, № 5657-81. деп.

Кожевников Ю. П. Сосудистые растения района северной оконечности оз. Аян / Геосистемное распределение растений и птиц. Геогр. общ-во СССР. Л., 1984. Ч. 3. Деп. ВИНИТИ 22.11.84, № 6122-84 деп.

Кожевников Ю. П. Флористические комплексы горных поясов северо-запада плато Путорана: сосудистые растения // Горные фитоценотические системы Субарктики. Л., 1986. С. 45—77.

Кожевников Ю. П., Андреева М. Д. Интересные флористические находки на севере Якутии и северо-западе Путорана // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 5. С. 690—699.

Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. 380 с.

Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л., 1980. 262 с.

Куваев В. Б. Флора и растительность бассейна озера Нижнее Тембенчи (Путорана, север Средней Сибири) // Эколого-ценотические и географические особенности растительности (К 100-летию В. В. Алехина). М., 1983. С. 135—157.

Куваев В. Б., Лазарев А. М. Флора бассейна озера Северное на юго-западе гор Путорана (север Средней Сибири) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 7. С. 943—957.

Малышев Л. И. Высокогорная флора восточного Саяна. М.; Л., 1965. 367 с.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Растительность южных тундр на западном Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л., 1986а. С. 5—67.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений окрестностей пос. Кресты // Там же. 1986б. С. 101—117.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений северо-западной части полуострова Таймыр // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 1—19.

Михайлов Н. Н. Физико-географические районы западной части гор Путорана // Вопросы физической географии СССР. М., 1959. С. 5—38.

Пармузин Ю. П. Тундролесье как ландшафтно-озерный пояс Земли // Путоранская озерная провинция. Новосибирск, 1975. С. 3—18.

Петровский В. В., Плиева Т. В. О флоре Юкагирского плоскогорья (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 25—33.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Справочник по климату СССР. Красноярский край и Тувинская АССР. Л., 1967. Вып. 21. 230 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Ухачева В. Н., Кожевников Ю. П. Выявление флористических поясов в горных районах (на примере юго-западной части плато Путорана) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 753—761.

Ухачева В. Н., Кожевников Ю. П. Высотное размещение растений в районе озера Аян (плато Путорана) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 589—598.

Флора Путорана. Новосибирск. 1976. 246 с.

Хитун О. В. Сравнительный анализ локальных и парциальных флор в двух подзонах Западносибирской Арктики (п-ова Гыданский и Тазовский) // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 173—201.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

SUMMARY

The flora of vascular plants in the vicinities of Sobachye Lake (Yt-Kyuel), Putorana Plateau comprises 272 species (9 species are represented by 2 subspecies) from 133 genera and 45 families. By the ratio of latitudinal and longitudinal elements, it belongs to the northern Asian alpine-forest floras. The latitudinal elements (boreal, hypoarctic and arctic plants) and the longitudinal elements (circumpolar and Asian) are equally represented, which is in accordance with the location of the territory at the boundary of the tundra and the boreal zones. Along the altitudinal gradient from the forest to the goltsy belt, the number of species, genera and families decreases 10, 6 and 3 times respectively. From the base upwards, the boreal species decrease 7 times in number, the hypoarctic species decrease 2.5 times, while the arctic and the arctoalpine plants are evenly distributed.

ТОМ 87 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2002, № 8

УДК 581.1

© С. Н. Шереметьев

ВОДНЫЙ РЕЖИМ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ГРАДИЕНТЕ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ.
I. ИНТЕНСИВНОСТЬ ТРАНСПИРАЦИИ

S. N. SHEREMETJEV. WATER REGIME OF HERBACEOUS PLANTS ON A SOIL MOISTURE GRADIENT. I. TRANSPIRATION RATE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 234-45-12
E-mail: snsh@nm.ru
Поступила 12.09.2001

Проведен анализ интенсивности транспирации 61 вида травянистых растений из 16 сообществ, произрастающих на широком градиенте влажности почвы. Показано, что на градиенте влажности почвы весь массив исходных данных интенсивности транспирации имеет среднее значение $\bar{x} = 1.538 g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{\text{dry mass}} \cdot h^{-1}$. Типичные значения интенсивности транспирации травянистых растений на градиенте влажности почвы не превышают 3 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{\text{dry mass}} \cdot h^{-1}$. Оптимальные для транспирации диапазоны температуры и дефицита влажности воздуха составляют соответственно 20—28 °С и 5—24 мб. Наиболее заметные различия по скорости транспирации можно увидеть между видами однодольных и двудольных растений. Соответствующие средние значения этого признака равны 1.358 и 1.759 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{\text{dry mass}} \cdot h^{-1}$. Растения с более плотным мезофиллом при прочих равных условиях испаряют воду медленнее, чем виды с большим количеством межклетников в листьях. Во всех местообитаниях у однодольных растений листья более плотные, чем у двудольных, что, по-видимому, и определяет различия в скорости испарения воды этими группами растений. Однодольные суккуленты испаряют воды значительно интенсивнее, чем однодольные склерофиты. Запасы воды у склерофитов обновляются вдвое быстрее, чем у суккулентов. Ширина зоны разброса средневидовых уровней увеличивается от аридной к гумидной части градиента. Это иллюстрируется сравнением трендов минимальных и максимальных для каждого сообщества средневидовых значений интенсивности транспирации. При исследовании коэффициентов вариации выявлено постепенное расширение зоны, в которой встречаются эти коэффициенты против градиента влажности почвы. В гумидной части градиента варьирование интенсивности транспирации находится на одинаковом для всех растений уровне. По мере уменьшения запасов влаги в почве диапазон, в котором наблюдаются средневидовые коэффициенты вариации, расширяется. Сделаны предположения, что: 1) в травяных сообществах аридных экосистем относительно высокое сходство реализации процесса транспирации у разных растений может быть обусловлен жестким экотопическим отбором и слабой выраженностью конкурентных отношений между ними. Наблюдаемое разнообразие средних уровней испарения воды в гумидных экотопах является отражением дифференциации экониш; 2) различия между видами на градиенте влажности почвы носят «структурноспецифический» характер, что связано с принадлежностью к таксонам такого высокого ранга, как однодольные и двудольные; 3) в условиях с ограниченными запасами почвенной влаги растения избегают межвидовой конкуренции за воду не только за счет дифференциации экониш, но и за счет разной лабильности в использовании одного и того же ресурса среды; 4) низкая подвижность интенсивности транспирации в гумидных экотопах связана с низкой сложностью организации водного режима растений.

Ключевые слова: травянистые растения, водный режим, интенсивность транспирации, градиент влажности почвы, однодольные растения, двудольные растения.

Полевые исследования интенсивности транспирации проводятся в широком спектре экологических условий. В литературе можно найти характерные величины этого показателя водообмена для доминантов сообществ практически всех климатических зон (Бейдеман, 1983). Несмотря на такое обилие фактов, обычно обсуждаются феноменологические различия данного показателя у растений разных сообществ или экотопов. Отсутствуют как количественные, так и качественные обобщения (модели) испарения воды растениями на достаточно широких градиентах факторов среды. Между тем, именно на этой основе можно ставить вопросы о причинах и приспособительном значении лабильности показателей водообмена, их характерных величинах в разных экотопах на градиентах факторов среды, определять экологическую принадлежность видов, т. е. решать задачи собственно экологической физиологии растений. В данной публикации мы попытаемся в некоторой степени восполнить существующие пробелы. С этой целью дана статистическая характеристика интенсивности транспирации ряда видов на градиенте влажности почвы и проведен анализ закономерностей изменения средних показателей и их варьирования на этом градиенте.

Материал и методика

Исследования проводили в вегетационные периоды 1982—1989, 1991, 1995—1997 гг. в 16 сообществах травяных экосистем, расположенных более или менее равномерно на широком градиенте влажности почвы (от 4 до 140 мм в верхнем 30-сантиметровом слое почвы) (табл. 1).

Объектами наблюдений были представители 61 вида растений, из которых подавляющее большинство — травянистые, и 2 — полукустарнички (*Anabasis brevifolia* C. A. Mey. и *Artemisia frigida* Willd.). Поскольку некоторые виды встречались не в одном, а в разных сообществах, то число объектов наблюдений было несколько больше, чем видов, а именно — 82 (табл. 2). Основная масса корней у подавляющего

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика сообществ и условий произрастания

№ участка	Характеристика сообщества	Место и год проведения наблюдений	Средние значения за период наблюдений			
			запаса влаги в 30-сантиметровом слое почвы, мм	температуры воздуха, °С	дефицита влажности воздуха, мб	освещенности, кал · см$^{-2}$ · мин$^{-1}$
1	**Разнотравно-днепровскоковыльное** (псаммофитная степь, почвы дернового ряда с песчаным аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская область (1996 г.).	3.9	34.7	44.1	0.75
2	**Ковыльково-луково-баглуровое** (остепненная пустыня, бурая супесчаная почва) (естественное местообитание)	Сомон Шине-Джинст, Заалтайская Гоби, Монголия (1983 г.)	13.1	23.7	20.4	0.81
3	**Псаммофитно-степное злаковое** (псаммофитная степь, почвы дернового ряда с песчаным аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская область (1982 г.)	13.6	22.9	14.6	—
4	**Сообщество криофитных подушечников** (высокогорная мелкодерновиннозлаковая степь, горная степная почва)	Сомон Мунх-Хайрхан, Монгольский Алтай (1991 г.)	14.0	17.1	13.6	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ участка	Характеристика сообщества	Место и год проведения наблюдений	Средние значения за период наблюдений			
			запаса влаги в 30-сантиметровом слое почвы, мм	температуры воздуха, °C	дефицита влажности воздуха, мб	освещенности, кал · см$^{-2}$ · мин$^{-1}$
5	**Кобрезиевое сообщество** (высокогорная мелкодерновиннозлаковая степь, горная степная почва)	Сомон Мунх-Хайрхан, Монгольский Алтай (1991 г.)	20.9	17.2	13.9	—
6	**Ковыльково-луково-баглуровое** (остепненная пустыня, бурая супесчаная почва) (участок с искусственным поливом)	Сомон-Шине-Джинст, Заалтайская Гоби, Монголия (1983 г.)	21.2.	23.7	20.4	0.81
7	**Твердоосочково-змеевковое** (остепненный луг, почвы дернового ряда с песчаным и супесчаны маллювием)	Пойма р. Орхон, сомон Шаамар, северная Монголия (1988 г.)	37.1	24.2	13.4	0.87
8	**Ковыльно-разнотравно-вострецовое** (настоящая степь, лугово-каштановая остепненная почва)	Сомон Туменцогт, восточная Монголия (1984—1985 г.)	50.3	21.1	11.6	0.77
9	**Кровохлебковое** (среднепоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская область (1997 г.)	55.9	26.1	19.1	0.78
10	**Крупноразнотравное** (среднепоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с супесчаным и суглинистым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская область (1982 г.)	66.8	18.8	8.8	—
11	**Крупноразнотравное с осокой лисьей** (долгопоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская область (1982 г.)	93.0	20.5	9.8	—
12	**Злаково-осоковое** (долгопоемный настоящий луг, почвы болотного ряда с глинистым и иловатым аллювием)	Пойма р. Орхон, Сомон Шаамар, северная Монголия (1986 г.)	99.6	21.8	8.6	1.24
13	**Осоково-разнотравно-злаковое** (долгопоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Орхон, Сомон Шаамар, северная Монголия (1987 г.)	104.0	22.3	14.2	0.84

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ участка	Характеристика сообщества	Место и год проведения наблюдений	Средние значения за период наблюдений			
			запаса влаги в 30-сантиметровом слое почвы, мм	температуры воздуха, °C	дефицита влажности воздуха, мб	освещенности, кал · см$^{-2}$ · мин$^{-1}$
14	**Крупноразнотравно-дернистоосоковое** (заболоченный луг, почвы болотного ряда с глинистым и иловатым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская область (1995 г.)	111.5	25.3	18.4	0.71
15	**Злаково-богаторазнотравное** (заболоченный луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Орхон, Сомон Шаамар, северная Монголия (1987 г.)	123.5	22.6	13.7	1.31
16	**Остроосоковое** (участок прибрежно-водной растительности, песчаная почва прибрежной зоны озера)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская область (1996 г.)	143.9	21.6	11.6	0.26

ТАБЛИЦА 2

Средние значения и показатели вариации интенсивности транспирации (*TR*), выраженной в $g_{\mathrm{H_2O}} \cdot g^{-1}_{\mathrm{dry\,mass}} \cdot h^{-1}$ (столбец $\bar{x}_1$), а также в других единицах ($mmol \cdot g^{-1}_{\mathrm{dry\,mass}} \cdot \mathrm{min}^{-1}$ — столбец $\bar{x}_2$, $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ — столбец $\bar{x}_3$)

№ участка (соответствует табл. 1)	№ объекта	Вид	Экологический тип	*TR*					
				n	$\bar{x}_1$	s_x	*Cv*, %	$\bar{x}_2$	$\bar{x}_3$
1	1	*Artemisia austriaca* Jacq.	K	94	0.219	0.110	50.0	0.203	0.422
	2	*Carex colchica* J. Gay	K	94	0.283	0.119	42.1	0.262	0.518
	3	*Galium ruthenicum* Willd.	K	94	0.421	0.236	56.1	0.389	0.656
	4	*Stipa borysthenica* Klok. ex Prokud.	K	94	0.288	0.088	30.7	0.266	0.681
	5	*Trifolium arvense* L.	K	52	0.301	0.109	36.2	0.278	0.609
	6	*Veronica spicata* L.	K	94	0.212	0.105	49.5	0.196	0.436
Суммы и средние для сообщества				***522***	***0.286***	***0.156***	***54.4***	***0.265***	***0.549***
2	7	*Allium polyrhizum* Turcz. ex Regel	C	177	1.338	1.000	74.7	1.238	0.742
	8	*Anabasis brevifolia* C. A. Mey.	CK	179	0.359	0.243	67.7	0.332	0.341
	9	*Stipa glareosa* P. Smirn.	MK	173	1.249	0.316	25.3	1.155	2.377
Суммы и средние для сообщества				***532***	***0.979***	***0.762***	***77.8***	***0.906***	***1.079***
3	10	*Artemisia marschalliana* Spreng.	MK	52	1.303	0.805	61.8	1.205	1.006

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ участка (соответствует табл. 1)	№ объекта	Вид	Экологический тип	*TR*					
				n	$\bar{x}_1$	s_x	*Cv*, %	$\bar{x}_2$	$\bar{x}_3$
	11	*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth	К	50	0.958	0.546	57.0	0.886	0.988
3	12	*Potentilla arenaria* Borkh.	МК	38	1.142	0.911	79.8	1.057	1.319
	13	*Stipa borysthenica* Klok. ex Prokud.	К	38	0.654	0.429	65.6	0.605	1.008
	14	*Veronica spicata* L.	К	40	0.905	0.511	56.5	0.837	0.868
		Суммы и средние для сообщества		***218***	***1.010***	***0.699***	***69.2***	***0.934***	***1.031***
4	15	*Artemisia frigida* Willd.	К	58	0.625	0.436	69.8	0.578	0.839
	16	*Aster alpinus* L.	К	58	0.669	0.631	94.3	0.619	0.577
	17	*Oxytropis oligantha* Bunge	К	62	0.724	0.555	76.7	0.670	0.708
	18	*Saussurea leucophylla* Schrenk	К	62	0.619	0.512	82.7	0.573	0.643
		Суммы и средние для сообщества		***240***	***0.660***	***0.536***	***81.3***	***0.610***	***0.691***
5	19	*Carex stenocarpa* Turcz. ex V. Krecz.	К	52	0.822	0.565	68.7	0.760	0.959
	20	*Festuca lenensis* Drob.	К	52	0.609	0.469	77.0	0.563	0.977
	21	*Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol.	К	52	0.572	0.353	61.7	0.529	0.769
	22	*Oxytropis oligantha*	МК	52	1.071	0.697	65.1	0.991	1.049
	23	*Sausseria leucophylla*	МК	52	1.108	0.544	49.1	1.025	0.977
		Суммы и средние для сообщества		***260***	***0.836***	***0.579***	***69.2***	***0.774***	***0.946***
6	24	*Allium polyrhizum*	С	180	1.895	1.439	75.9	1.753	1.069
	25	*Anabasis brevifolia*	СК	180	0.642	0.423	65.9	0.594	0.570
	26	*Stipa glareosa*	МК	172	1.510	0.680	45.0	1.397	2.659
		Суммы и средние для сообщества		***532***	***1.347***	***1.089***	***80.9***	***1.246***	***1.347***
7	27	*Carex duriuscula* C. A. Mey	К	230	0.922	0.362	39.3	0.853	1.472
	28	*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng	К	228	0.900	0.285	31.7	0.833	1.374
	29	*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.	К	230	0.742	0.259	34.9	0.686	1.124
	30	*Potentilla bifurca* L.	МК	228	1.015	0.335	33.0	0.939	1.556
		Суммы и средние для сообщества		***916***	***0.894***	***0.327***	***36.6***	***0.827***	***1.381***
8	31	*Artemisia frigida* Willd.	МК	440	1.527	0.831	54.4	1.412	1.618
	32	*Iris dichotoma* Pall.	С	437	1.307	0.629	48.1	1.209	0.907
	33	*Leymus chinensis*	МК	442	1.078	0.468	43.4	0.997	1.462
	34	*Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schlecht.	МК	416	1.862	0.869	46.7	1.722	2.186

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ участка (соответствует табл. 1)	№ объекта	Вид	Экологический тип	*TR*					
				n	$\bar{x}_1$	s_x	*Cv*, %	$\bar{x}_2$	$\bar{x}_3$
8	35	*Pulsatilla turczaninovii* Kryl. et Serg.	МК	440	1.510	0.756	50.1	1.397	1.738
	36	*Stipa krylovii* Roshev.	К	442	0.708	0.328	46.3	0.655	1.170
		Суммы и средние для сообщества		***2617***	***1.326***	***0.765***	***57.7***	***1.227***	***1.507***
9	37	*Calamagrostis epigeios*	МК	120	1.139	0.368	32.3	1.053	1.417
	38	*Carex melanostachya* Bieb. ex Willd.	МК	120	1.003	0.376	37.4	0.928	1.269
	39	*Galium ruthenicum* Willd.	МК	120	2.726	0.916	33.6	2.521	2.438
	40	*Lythrum virgatum* L.	КМ	120	1.432	0.464	32.4	1.324	1.637
	41	*Sanguisorba officinalis* L.	КМ	120	1.778	0.724	40.7	1.645	1.880
	42	*Tanacetum vulgare* L.	М	120	2.711	0.831	30.6	2.508	2.481
		Суммы и средние для сообщества		***720***	***1.798***	***0.951***	***52.9***	***1.663***	***1.854***
10	43	*Carex melanostachya*	К	34	0.786	0.424	53.9	0.727	0.868
	44	*Filipendula ulmária* (L.) Maxim.	КМ	34	1.870	0.947	50.6	1.730	1.707
	45	*Galium rubioides* L.	МК	34	1.410	0.714	50.6	1.304	1.100
	46	*Sanguisorba officinalis*	М	34	2.331	1.292	55.4	2.156	1.839
		Суммы и средние для сообщества		***136***	***1.599***	***1.061***	***66.3***	***1.479***	***1.379***
11	47	*Carex vulpina* L.	МК	50	1.118	0.516	46.1	1.034	1.110
	48	*Cirsium incanum* (S. G. Gmel.) Fisch.	М	50	2.971	1.542	51.9	2.748	1.655
	49	*Galium rubioides*	МК	50	2.434	1.199	49.3	2.251	2.133
	50	*Veronica longifolia* L.	КМ	50	1.958	1.039	53.0	1.812	1.615
	51	*Vicia cracca* L.	М	50	3.570	1.643	46.0	3.302	2.931
		Суммы и средние для сообщества		***250***	***2.410***	***1.502***	***62.3***	***2.229***	***1.889***
12	52	*Alopecurus arundinaceus* Poir.	МК	280	1.697	0.595	35.1	1.570	1.889
	53	*Carex atherodes* Spreng.	МК	284	1.184	0.347	29.3	1.095	1.509
	54	*C. lithophila* Turcz.	МК	284	1.344	0.380	28.3	1.243	1.724
	55	*Elytrigia repens* (L.) Nevski	МК	242	1.489	0.476	32.0	1.377	1.882
	56	*Iris sibirica* L.	С	284	1.285	0.553	43.0	1.189	1.323
	57	*Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert.	КМ	286	1.558	0.490	31.5	1.441	1.703
	58	*Polygonum sibiricum* Laxm.	М	284	2.860	1.336	46.7	2.646	2.352
		Суммы и средние для сообщества		***1944***	***1.634***	***0.861***	***52.7***	***1.511***	***1.767***
13	59	*Agrostis mongholica* Roshev.	МК	239	1.446	0.386	26.7	1.338	1.414
	60	*Anemone dichotoma* L.	М	240	2.112	0.773	36.6	1.954	1.865

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ участка (соответствует табл. 1)	№ объекта	Вид	Экологический тип	*TR*					
				n	$\bar{x}_1$	s_x	*Cv*, %	$\bar{x}_2$	$\bar{x}_3$
13	61	*Carex atherodes*	МК	240	1.296	0.451	34.8	1.199	1.607
	62	*Poa angustifolia* L.	К	240	0.804	0.187	23.3	0.744	1.158
	63	*Thalictrum simplex* L.	КМ	239	1.862	0.792	42.5	1.722	1.990
	64	*Vicia cracca*	М	240	2.254	0.836	37.1	2.085	2.233
		Суммы и средние для сообщества		***1438***	***1.629***	***0.797***	***48.9***	***1.507***	***1.711***
14	65	*Carex cespitosa* L.	МК	224	1.339	0.471	35.1	1.239	1.394
	66	*Filipendula ulmaria*	КМ	224	1.436	0.535	37.2	1.329	1.657
	67	*Iris pseudacorus* L.	КМ	226	1.443	0.455	31.6	1.334	1.118
	68	*Sanguisorba officinalis*	М	228	2.056	0.750	36.5	1.901	2.048
	69	*Valeriana wolgensis* Kazak.	КМ	228	1.222	0.450	36.8	1.131	0.786
	70	*Veronica longifolia*	КМ	226	1.854	0.680	36.7	1.715	1.610
		Суммы и средние для сообщества		***1356***	***1.559***	***0.641***	***41.1***	***1.442***	***1.435***
15	71	*Artemisia laciniata* Willd.	М	238	3.216	1.368	42.5	2.975	2.958
	72	*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub	МК	168	1.454	0.485	33.4	1.345	1.842
	73	*Hemerocallis minor* Mill.	С	232	1.799	0.643	35.7	1.664	1.650
	74	*Leymus chinensis*	МК	238	1.185	0.381	32.2	1.096	1.654
	75	*Potentilla anserina* L.	М	238	2.305	0.946	41.0	2.132	2.903
	76	*Sanguisorba officinalis*	М	238	2.553	0.926	36.3	2.362	2.855
		Суммы и средние для сообщества		***1352***	***2.119***	***1.113***	***52.5***	***1.960***	***2.338***
16	77	*Alisma plantago-aquatica* L.	Гд	138	3.978	1.008	25.3	3.679	2.003
	78	*Butomus umbellatus* L.	Гд	118	2.407	0.698	29.0	2.227	0.918
	79	*Carex acuta* L.	Гг	138	1.951	0.491	25.2	1.805	1.677
	80	*Lycopus europaeus* L.	Гг	138	3.167	1.252	39.5	2.929	1.801
	81	*Sagittaria sagittifolia* L.	Гд	138	4.078	0.930	22.8	3.772	1.846
	82	*Sparganium erectum* L.	Гд	138	2.198	0.676	30.8	2.034	1.078
		Суммы и средние для сообщества		***808***	***2.977***	***1.221***	***41.0***	***2.754***	***1.575***

Примечание. *n* — число наблюдений, $\bar{x}$ — средние, s_x — стандартные отклонения, C_v — коэффициенты вариации. Экологический тип по отношению к почвенному увлажнению: Гд — гидрофит, Гг — гигрофит, М — мезофит, КМ — ксеромезофит, МК — мезоксерофит, К — ксерофит, С — суккулент, СК — суккулент с коронарным синдромом (по: Шереметьев, 1991 (с изменениями)).

большинства видов располагалась в верхнем слое почвы (до 30 см). Это было обусловлено как биологическими особенностями растений, так и свойствами почвогрунтов, на которых они произрастали.

Интенсивность транспирации (*TR*) каждого объекта наблюдений была подробно изучена (методом быстрого взвешивания) в дневной и сезонной динамике. Параллельно вели наблюдения за температурой и влажностью воздуха и почвы, освещенностью, скоростью ветра. Интенсивность транспирации и содержание воды в листьях растений пересчитывали на сухую массу навесок. Однако для совместимости с результатами других авторов в табл. 2 приведены значения TR, рассчитанные в иных единицах измерения. При необходимости пересчитать данные на сырую массу навесок можно воспользоваться следующими простыми соотношениями:

$$TR_f = \frac{TR_d}{WC_d + 1}, \tag{1}$$

$$WC_f = \frac{WC_d}{WC_d + 1}, \tag{2}$$

где TR_f и TR_d — интенсивность транспирации в пересчете на сырую (индекс f) и сухую (индекс d) массы навесок (размерность — $g_{\mathrm{H_2O}} \cdot g^{-1}_{\mathrm{fresh\,(dry)\,mass}} \cdot t^{-1}$, где t — единица времени), WC_f и WC_d — содержание воды в навесках в пересчете на их сырую и сухую массы (размерность — $g_{\mathrm{H_2O}} \cdot g^{-1}_{\mathrm{fresh\,(dry)\,mass}}$). Если в исходных данных WC_d выражено в процентах, то в формулах (1) и (2) нужно заменить WC_d на $WC_{d\,(\%)}/100$. Если WC_f нужно выразить в процентах, то $WC_{f\,(\%)} = WC_f \cdot 100$.

Данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов. Коэффициенты парной детерминации (r^2) и корреляции (r), приводимые в работе, статистически достоверны на доверительном уровне $P = 0.95$.

Результаты

Статистический анализ интенсивности транспирации у видов однодольных и двудольных растений

Весь массив исходных данных интенсивности транспирации имеет среднее значение $\bar{x} = 1.538\ g_{\mathrm{H_2O}} \cdot g^{-1}_{\mathrm{dry\,mass}} \cdot h^{-1}$ и стандартное отклонение $s_x = 1.013\ g_{\mathrm{H_2O}} \cdot g^{-1}_{\mathrm{dry\,mass}} \cdot h^{-1}$ ($n = 13837$). Ряд распределения имеет положительную асимметрию[1] с модой, равной $1.25\ g_{\mathrm{H_2O}} \cdot g^{-1}_{\mathrm{dry\,mass}} \cdot h^{-1}$, а 90 % его значений (вариант) находятся в диапазоне 0—2.9 $g_{\mathrm{H_2O}} \cdot g^{-1}_{\mathrm{dry\,mass}} \cdot h^{-1}$ (остальные 10 % вариант распределены в диапазоне 2.9—7.4 $g_{\mathrm{H_2O}} \cdot g^{-1}_{\mathrm{dry\,mass}} \cdot h^{-1}$). Можно сказать, что типичные значения интенсивности транспирации травянистых растений на градиенте влажности почвы не превышают 3 $g_{\mathrm{H_2O}} \cdot g^{-1}_{\mathrm{dry\,mass}} \cdot h^{-1}$.

Оптимальные для транспирации условия температуры и дефицита влажности воздуха были найдены методом огибающей кривой. Этот метод широко использовался (Tranquillini, 1954; Вознесенский, 1977; Кайбияйнен, 1984; Слемнев, 1988, и др.) для нахождения оптимумов процессов газообмена при влиянии на них каких-либо внешних или внутренних факторов. При этом точки, расположенные ниже огибающей кривой на диаграмме «фактор—процесс», будут указывать на то, что лимитирующим является какие-либо другие, кроме исследуемого, факторы (Кайбияйнен, 1984).

---

[1] Для того чтобы принять или отвергнуть нулевую гипотезу, обычно используют такие статистики, как t, F- или хи-квадрат. Все эти статистики имеют нормальное распределение и требуют, чтобы анализируемые переменные сами были нормально распределены в совокупности. Однако опыт показывает, что очень часто данные полевых ботанических исследований уклоняются от нормального закона распределения. В настоящее время считается, что во многих случаях все же можно использовать тесты, основанные на предположении нормальности, если объем выборки достаточно велик. Эта возможность основана на чрезвычайно важном принципе, позволяющем понять популярность тестов, основанных на нормальности. А именно, при возрастании объема выборки ($n > 30$), форма выборочного распределения (т. е. распределение выборочной статистики критерия) приближается к нормальной, даже если распределение исследуемых переменных не является нормальным. Этот принцип называется центральной предельной теоремой. Кроме того, исследования с помощью методов Монте-Карло интенсивно использовались для того, чтобы оценить, насколько тесты, основанные на предположении нормальности, чувствительны к различным нарушениям предположений нормальности. Общий вывод этих исследований состоит в том, что последствия нарушения предположения нормальности менее фатальны, чем первоначально предполагалось (StatSoft, 2001).

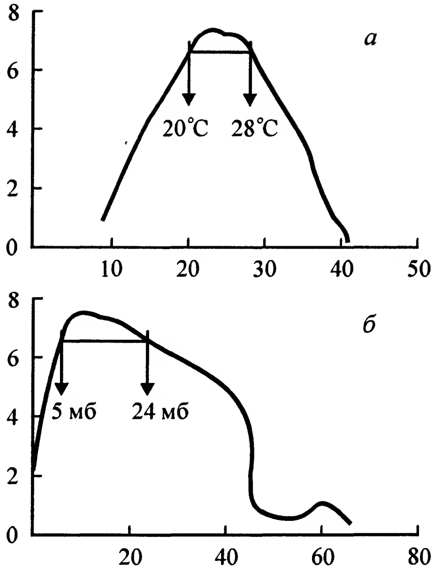


Рис. 1. Огибающие кривые для зависимостей интенсивности транспирации от температуры (*а*) и дефицита влажности (*б*) воздуха.

По оси абсцисс: *а* — температура воздуха, °С; *б* — дефицит влажности воздуха, *мб*; по оси ординат — интенсивность транспирации, г/г × ч.

В экологии водного обмена растений данный метод, насколько нам известно, не применялся. Однако при наличии большого числа наблюдений он может дать интересную информацию о том, при каких условиях температуры и дефицита влажности воздуха могут наблюдаться максимальные значения скорости испарения воды и, следовательно, максимальное открытие устьиц.

Огибающая кривая показывает влияние температуры (рис. 1, *а*) и дефицита влажности воздуха (рис. 1, *б*) на скорость испарения воды и степень открытости устьиц в отсутствии лимитирования другими факторами среды. Оптимальные диапазоны температуры (20—28 °С) и дефицита влажности (5—24 мб) воздуха были определены на уровне 90 % максимальной величины интенсивности транспирации. С другой стороны, поскольку нижние и верхние децили температуры (16.5 и 29.2 °С) и дефицита влажности воздуха (4.6 и 27.6 мб) очень близки к верхним и нижним границам соответствующих оптимумов, то можно констатировать, что подавляющее число наблюдений (80 %) проведено при достаточно благоприятных условиях этих факторов среды. Что касается освещенности, то огибающая кривая интенсивности транспирации в зависимости от этого фактора среды практически параллельна оси абсцисс (при значениях освещенности больше, чем 0.11 кал $\cdot$ см$^{-2}$ $\cdot$ мин$^{-1}$), и поэтому никакого оптимума выделить невозможно.

Исследованный нами набор видов неоднороден по таксономическому и экологическому составу, анатомической структуре листьев. Это объясняется большим разнообразием условий произрастания (табл. 1) на градиенте влажности почвы. В связи с этим для проведения более детального анализа вся выборка была разделена на 2 примерно равные по количеству видов группы однодольных и двудольных растений. В каждой из этих групп выделяются растения, отличные от основной массы видов по типу запасания воды в листьях, т. е. суккуленты. Для этих сравнительно небольших по числу объектов подгрупп ниже будут указаны только средние величины скорости расхода воды, поскольку при анализе зависимостей данные виды практически не выделяются из соответствующих им групп.

Количество и скорость испаряемой растениями воды в разных частях градиента влажности почвы зависят в первую очередь от запасов доступной почвенной влаги.

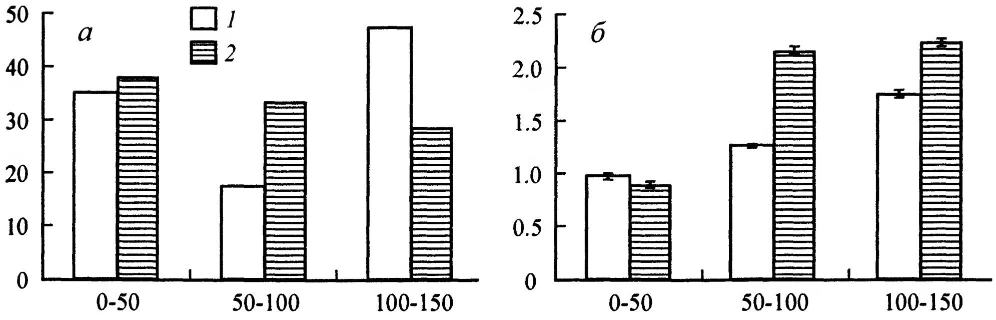


Рис. 2. Относительное количество исследованных видов однодольных и двудольных растений в разных частях градиента (*а*) и средние значения интенсивности транспирации (*б*) для этих групп растений.

По оси абсцисс — запас влаги в слое почвы 0—30 см, мм; по оси ординат: *а* — относительное количество видов, процент от общего числа видов каждой категории, *б* — интенсивность транспирации, г/г × ч; *1* — однодольные, *2* — двудольные.

Однако внутренние свойства растений, которые обусловливают их принадлежность к той или иной группе (выделяемой, например, по таксономическому признаку), могут предопределять более высокие или низкие величины интенсивности транспирации по сравнению со средними значениями, характерными для отдельного экотопа на градиенте. Задачей текущего статистического анализа является выявление значимости этих межгрупповых отличий по скорости испарения воды растениями. Основной статистический инструмент, который мы будем использовать с этой целью, — это оценка достоверности разности средних.

Наиболее заметные различия по скорости транспирации можно увидеть между видами однодольных и двудольных растений. Соответствующие средние значения этого признака равны 1.358 и 1.759 $g_{H_2O} \cdot g_{\text{dry mass}}^{-1} \cdot h^{-1}$. Статистическая оценка разности средних показывает, что она в высокой степени достоверна ($P < 0.001$; соответствующие объемы выборок равны 7603 и 6234, дисперсии — 0.735 и 1.313, *t*-критерий Стьюдента — 22.9). Такие существенные различия могут быть вызваны 2 основными причинами.

Во-первых, неодинаковая интенсивность испарения (и, видимо, поглощения) воды представителями разных групп в одних и тех же экотопах может определяться разными структурно-морфологическими свойствами растений.

Во-вторых, если относительное распределение растений на градиенте влажности почвы таково, что совпадает с распределением значений интенсивности транспирации исследованных видов двудольных, то неодинаковую скорость испарения воды видами двудольных и однодольных можно объяснить именно этим распределением. Однако фактическое распределение растений на градиенте влажности почвы опровергает это предположение, поскольку виды двудольных в относительно большем количестве были исследованы в аридных экотопах, чем в гумидных, а виды однодольных, напротив, — в гумидных, по сравнению с аридными (рис. 2, *а*).

Следовательно, распределение растений не оказывало заметного влияния на статистические различия по скорости испарения воды между данными группами, а причины неодинаковой утилизации почвенной влаги нужно искать в структурно-функциональных и/или морфологических свойствах растений.

Это тем более вероятно, что в местообитаниях с запасами влаги от 50 до 150 мм интенсивность транспирации двудольных растений была существенно выше, чем однодольных (рис. 2, *б*) (оценки разностей средних достоверны при $P < 0.001$). Эти различия отчетливо проявляются несмотря на то, что скорость испарения воды однодольными гидрофитами *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia* и *Sparganium erectum* была очень высокой (на уровне двудольных растений и выше) (табл. 2).

В наиболее засушливых условиях произрастания (с запасами влаги в почве до 50 мм) интенсивность транспирации двудольных растений, наоборот, была не-

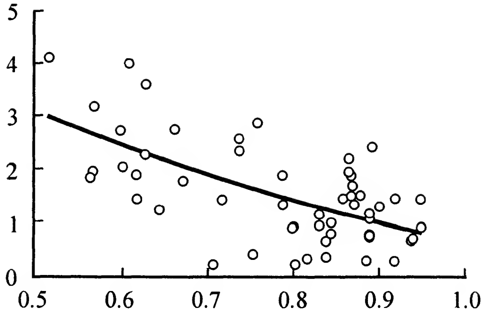


Рис. 3. Зависимость средних для видов значений интенсивности транспирации от плотности мезофилла.

По оси абсцисс — индекс склероморфности; по оси ординат — интенсивность транспирации, г/г × ч.

сколько ниже, чем однодольных (рис. 2, *б*) (оценки разности средних достоверны при $P < 0.001$). При улучшении условий почвенного водоснабжения (на среднем участке градиента с запасами влаги от 50 до 100 мм) скорость испарения воды двудольными растениями увеличилась более, чем в 2 раза (в среднем с 0.887 до 2.156 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{\text{dry mass}} \cdot h^{-1}$) и затем (в гумидной части градиента с запасами влаги от 100 до 150 мм) возросла лишь незначительно (до 2.224 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{\text{dry mass}} \cdot h^{-1}$). Для видов однодольных картина иная (рис. 2, *б*): интенсивность транспирации незначительно увеличилась в средней части градиента по сравнению с аридной и достигла относительно высоких значений (в первую очередь, за счет интенсивно испаряющих воду у однодольных гидрофитов) в его гумидной части (в количественном выражении этот ряд таков: 0.974 — 1.273 — 1.756 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{\text{dry mass}} \cdot h^{-1}$.

Эти факты наводят на мысль о том, что листья однодольных травянистых растений отличаются от листьев двудольных некоторыми признаками, позволяющими им более эффективно ограничивать потерю воды. Одним из таких признаков является плотность мезофилла. Он достаточно легко поддается количественной оценке, которая может быть выражена либо через парциальный объем межклетников листа, либо через индекс склероморфности. Последний показатель определяется как разность между общим объемом листа и парциальным объемом межклетников (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988). Можно показать, что интенсивность транспирации изученных нами видов достаточно тесно ($r = 0.626$) связана с индексами склероморфности (рис. 3). Отсюда следует, что растения с более плотным мезофиллом при прочих равных условиях испаряют воду медленнее, чем виды с большим количеством межклетников в листьях.

Картина распределения индексов склероморфности на градиенте влажности почвы (рис. 4) является, поэтому, почти зеркальным отражением распределения

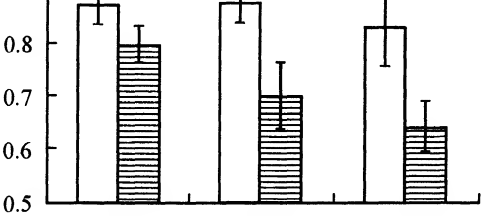


Рис. 4. Индексы склероморфности исследованных видов однодольных и двудольных растений на градиенте влажности почвы.

По оси абсцисс — запас воды в почве, мм; по оси ординат — индекс склероморфности. *1* — однодольные, *2* — двудольные.

ТАБЛИЦА 3

Матрица разностей средних значений индексов склероморфности у однодольных и двудольных растений на градиенте влажности почвы с указанием уровней статистической значимости (при отсутствии статистически значимых различий ячейки оставлены незаполненными)

Однодольные (0—50 мм)	− 0.074 (P < 0.05)		− 0.173 (P < 0.001)		− 0.228 (P < 0.001)
0.074 (P < 0.05)	**Двудольные (0—50 мм)**	0.079 (P < 0.05)	− 0.099 (P < 0.05)		− 0.154 (P < 0.001)
	− 0.079 (P < 0.05)	**Однодольные (50—100 мм)**	− 0.178 (P < 0.01)		− 0.233 (P < 0.001)
0.173 (P < 0.001)	0.099 (P < 0.05)	0.178 (P < 0.01)	**Двудольные (50—100 мм)**	0.134 (P < 0.05)	
			− 0.134 (P < 0.05)	**Однодольные (100—150 мм)**	− 0.189 (P < 0.001)
0.028 (P < 0.001)	0.154 (P < 0.001)	0.233 (P < 0.001)		0.189 (P < 0.001)	**Двудольные (100—150 мм)**

средних значений интенсивности транспирации на этом градиенте (рис. 2, *б*). Плотность сложения листьев однодольных хотя несколько и уменьшается по мере увеличения запасов влаги в почве, все же статистически неотличима ни в одной из частей градиента (табл. 3). Снижение средней величины индекса склероморфности однодольных в гумидной части градиента обусловлено крайне рыхлым мезофиллом у 2 видов гидрофитов *Alisma plantago-aquatica* и *Sagittaria sagittifolia* (индексы равны соответственно 0.610 и 0.518; у остальных видов в этой части градиента они были больше 0.850).

У видов двудольных плотность сложения листьев в средней и гумидной части градиента статистически неразличима, но она заметно меньше, чем в экотопах с запасами влаги в почве до 50 мм (табл. 3; рис. 4). Но во всех местообитаниях у однодольных растений листья более плотные, чем у двудольных (табл. 3).

Отмеченное выше распределение индексов склероморфности двудольных растений на градиенте влажности почвы является подтверждением давно установленного факта, согласно которому ксероморфная организация листьев связана с более плотным мезофиллом, а мезоморфная — с более рыхлым его сложением (Василевская, 1979). Об этом же свидетельствует и связь скорости испарения воды с количеством межклетников в листьях растений (рис. 2). Это характерно в основном для видов двудольных растений. Для однодольных растений связь скорости транспорта воды с индексами склероморфности подтверждается только двумя точками (рис. 5, *а*), при исключении которых она становится статистически недостоверной (поэтому мы

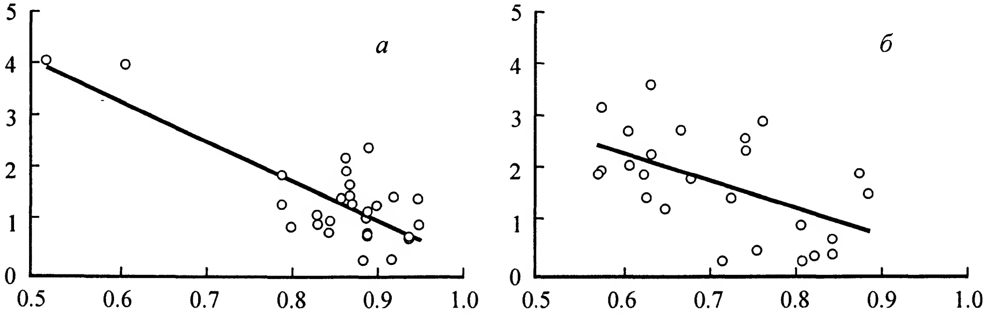


Рис. 5. Зависимость средневидовых значений интенсивности транспирации однодольных (*а*) и двудольных (*б*) растений от плотности мезофилла.

По оси абсцисс — индекс склероморфности; по оси ординат — интенсивность транспирации, г/г × ч.

склонны рассматривать данный график только как отражение тенденции). Виды двудольных имеют достаточно тесную связь ($r = -0.538$) интенсивности транспирации с показателем плотности мезофилла (рис. 5, *б*).

Статистическое описание интенсивности транспирации у видов однодольных и двудольных суккулентов

К числу однодольных суккулентов относятся следующие виды: *Allium polyrhizum*, *Hemerocallis minor*, *Iris dichotoma*, *I. pseudacorus*, *I. sibirica*, а также *Butomus umbellatus* (с водоносной обкладкой пучков) и *Sparganium erectum* (имеющий специализированную водоносную ткань). В группе двудольных растений имеется только один суккулент (с коронарной обкладкой пучков) — *Anabasis brevifolia.*

Широко распространено мнение, что суккуленты испаряют воду гораздо медленнее несуккулентных растений (склерофитов). Однако наши данные показывают, что интенсивность транспирации однодольных суккулентов заметно выше, чем у однодольных склерофитов (табл. 4). Это, видимо, связано с тем, что при пересчете интенсивности транспирации на сырую массу навесок получаются заниженные величины этого показателя из-за высокой влажности листьев суккулентов. Это можно продемонстрировать с помощью такого показателя, как время обмена запасов воды (ВОЗВ), который является отношением содержания воды к интенсивности транспирации и измеряется в единицах времени (в нашем случае — в часах). Для однодольных склерофитов этот показатель равен 1.8 ч, в то время как для однодольных суккулентов он составляет 3.5 ч. Из этого следует, что несмотря на более низкую интенсивность транспирации запасы воды у склерофитов обновляются вдвое быстрее, чем у суккулентов.

Следует отметить крайне низкую скорость испарения воды с поверхности афилльных побегов *Anabasis brevifolia*, которая может быть связана как с анатомическими, так и функциональными особенностями этого вида. У суккулентов (особенно у видов с коронарным синдромом, способных к C_4—САМ-фотосинтезу, подобно *Anabasis brevifolia*) резервирование воды во внутренних тканях способствует более прочному ее удержанию и лучшему контролю над ее расходом (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988).

ТАБЛИЦА 4

Средние величины интенсивности транспирации ($g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass} \cdot h^{-1}$) у разных групп растений

Группа	n	$\bar{x}$	s_x
Однодольные склерофиты	5811	1.288	0.846
Однодольные суккуленты	1792	1.588	0.853
Двудольные склерофиты	5875	1.833	1.125
Двудольный суккулент	359	0.501	0.372

Динамика средневидовых значений интенсивности транспирации

Динамика средневидовых значений скорости испарения воды растениями на градиенте влажности почвы обусловлена тем, что ни один из учтенных факторов среды (а именно — температура и влажность воздуха, освещенность), как показал статистический анализ, не влияют столь сильно на средние уровни этого показателя водообмена, как влажность почвы (рис. 6, *а*). Разбросы средних значений довольно велики. Ширина зоны разброса данных увеличивается от аридной к гумидной части градиента. Это хорошо заметно при сравнении трендов минимальных и мак-

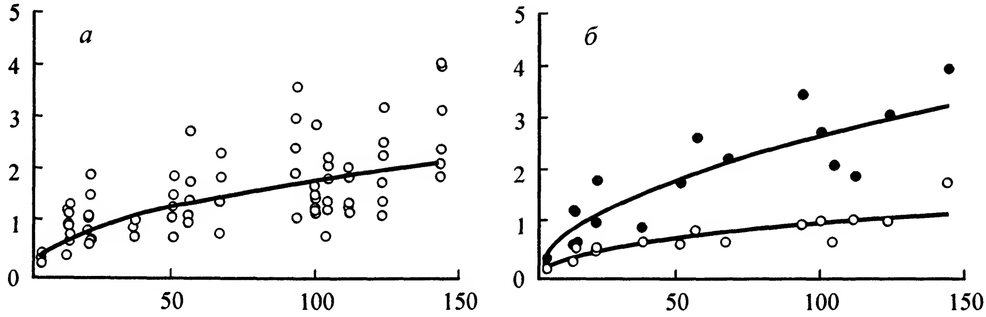


Рис. 6. Тренды средневидовых (*а*), а также минимальных (*б* — нижняя линия) и максимальных (*б* — верхняя линия) для каждого сообщества (*б*) значений интенсивности транспирации.

По оси абсцисс — запас воды в почве, мм; по оси ординат — интенсивность транспирации, г/г × ч.

симальных для каждого сообщества средневидовых значений интенсивности транспирации (рис. 6, *б*).

Разность между указанными трендами минимальна в самой сухой части градиента и максимальна в его гумидной части. При этом тренды плавно изменяются вдоль градиента влажности почвы (коэффициент корреляции для тренда минимальных значений равен 0.914, для тренда максимальных значений 0.893). Скорость изменения минимальных средневидовых значений интенсивности транспирации почти в 3 раза меньше таковой для максимальных значений на всем протяжении градиента. Поскольку интенсивность транспирации является ресурсозависимым процессом (его реализация в высокой степени определяется запасами доступной почвенной влаги), можно предположить, что ресурсная (экологическая) емкость экотопов плавно увеличивается вдоль градиента (в сторону повышения) влажности почвы.

Различия в скорости испарения воды между видами однодольных и двудольных определяют и различия в динамике этого показателя на градиенте. Однодольные растения на большей части градиента испаряют воду примерно с одной и той же скоростью, лишь в наиболее увлажненных экотопах скорость этого процесса резко возрастает (рис. 7, *а*; $r^2 = 0.652$). Интенсивность транспирации двудольных, напротив, постоянно увеличивается на всем протяжении градиента (рис. 7, *а*; $r^2 = 0.676$). Однако разности между максимальными и минимальными на каждом участке средневидовыми значениями для обеих групп растений почти не различаются (рис. 7, *б*). Они в несколько раз меньше, чем разность между минимальными и максимальными средневидовыми величинами интенсивности транспирации, взятая без разделения всей

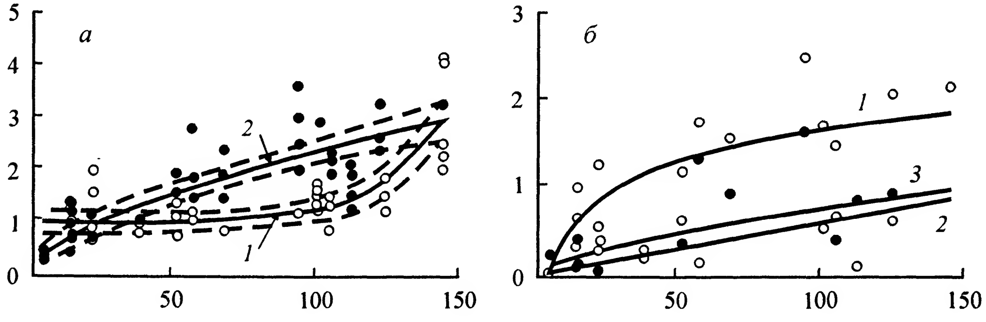


Рис. 7. Тренды средневидовых (*а*) значений интенсивности транспирации однодольных (*а* — линия *1*) и двудольных (*а* — линия *2*) растений (штрих-пунктирными линиями показаны доверительные интервалы), а также тренды разностей (*б*) между максимальными и минимальными для каждого сообщества средневидовыми значениями для всей совокупности данных (*б* — линия *1*), для однодольных (*б* — линия *2*) и двудольных (*б* — линия *3*) растений.

По оси абсцисс — запас воды в почве, мм; по оси ординат — интенсивность транспирации, г/г × ч.

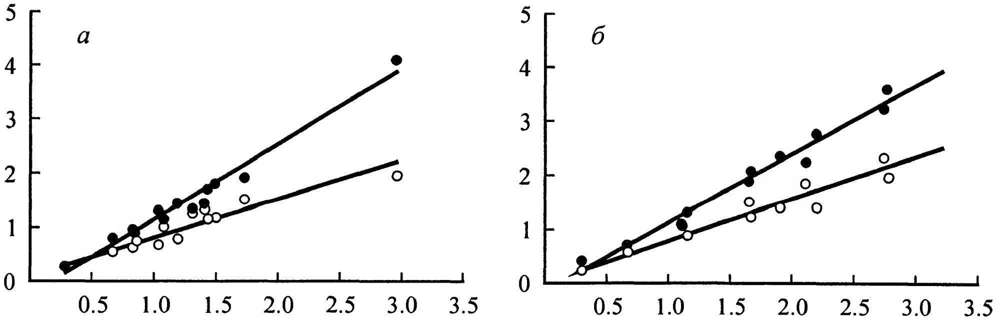


Рис. 8. Зависимость минимальных (нижние линии) и максимальных (верхние линии) средневидовых величин интенсивности транспирации от средних в каждом сообществе значений этого показателя для однодольных (*а*) и двудольных (*б*) растений.

По осям абсцисс и ординат — интенсивность транспирации, г/г × ч.

совокупности объектов на группы (рис. 7, *б*). Если принять, что расширение зоны разброса данных вдоль градиента влажности почвы отражает увеличение экологической емкости экотопов, то нельзя не признать, что наличие в сообществах как однодольных, так и двудольных растений способствует наиболее полной утилизации ресурсов среды.

Увеличение зоны разброса средневидовых величин в наиболее увлажненных экотопах является отражением тесной, почти функциональной зависимости минимальных и максимальных значений от средних (для экотопа) уровней интенсивности транспирации (рис. 8; все коэффициенты детерминации больше 0.94).

Динамика показателей вариации интенсивности транспирации

Важным моментом исследования водообмена растений является анализ динамики показателей вариации, поскольку считается, что размеры амплитуд признаков можно рассматривать как одно из выражений физиологической адаптации. Существует мнение, что «успех существования и доминирования ряда видов в засушливых ... условиях произрастания зависит наряду с другими обстоятельствами от способности в широких пределах изменять интенсивность главных элементов водного баланса растений» (Свешникова, 1979 : 176—177; Свешникова, 1993). При этом под амплитудой понимается разность между максимальными и минимальными величинами какого-либо признака (или квантилями того или иного порядка, например, децилями или квартилями, принятыми за границы «типичных» изменений признака) (Свешникова, 1979; Бобровская, 1991).

Рассмотрим взаимосвязь между обычной статистической мерой варьирования признака (стандартным отклонением) и амплитудой (рассчитываемой нами как разность между верхним и нижним децилями) для каждой из 82 выборок по всем показателям водного режима растений (рис. 9; $r^2 = 0.991$). Оказывается, что эти меры варьирования настолько тесно связаны друг с другом, что в статистическом отношении являются эквивалентными. Поэтому, поскольку нельзя сравнивать варьирование выборок с различающимися средними значениями по стандартным отклонениям (Лакин, 1980; Зайцев, 1984), то нельзя сравнивать их и по амплитудам.

Для этих целей статистически адекватным является использование стандартных отклонений нормированных средними значениями, т. е. коэффициентов вариации. Это следует также из того, что стандартные отклонения (а, следовательно, и амплитуды) каждой выборки достаточно тесно связаны с их средними значениями (рис. 10). Несмотря на то, что для этой зависимости имеются некоторые исключения (аномально высокая изменчивость скорости испарения воды у *Allium polyrhizum* в ковыльково-луково-баглуровом сообществе), данная связь является достаточно хоро-

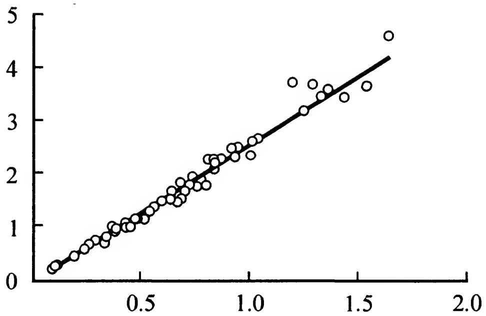


Рис. 9. Связь между стандартными отклонениями и амплитудами интенсивности транспирации.

По оси абсцисс — стандартные отклонения, г/г × ч; по оси ординат — амплитуды, г/г × ч.

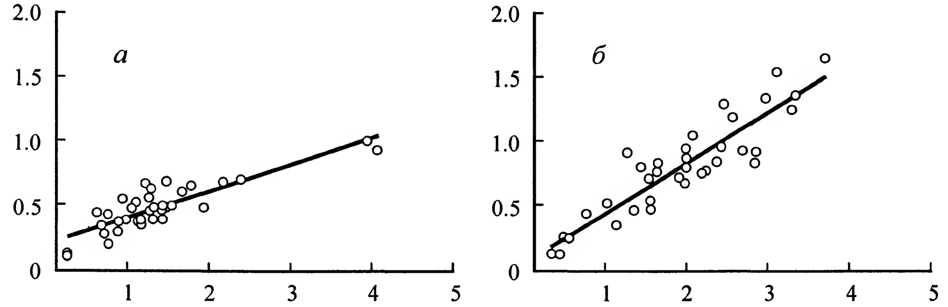


Рис. 10. Зависимость стандартных отклонений интенсивности транспирации от средневидовых значений этого показателя для однодольных (*а*) и двудольных (*б*) растений.

По оси абсцисс — интенсивность транспирации, г/г × ч; по оси ординат — стандартные отклонения, г/г × ч.

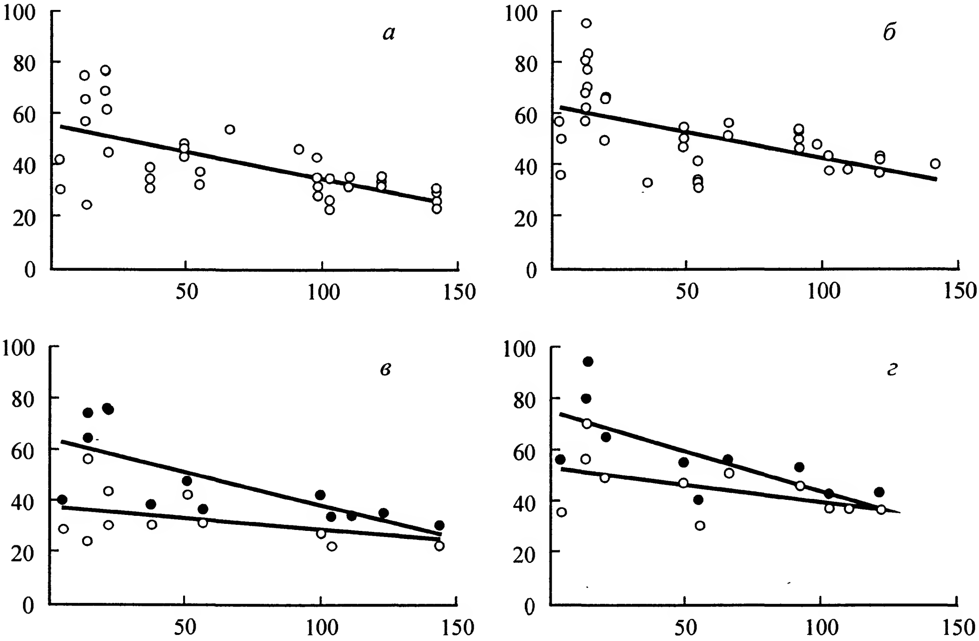


Рис. 11. Тренды коэффициентов вариации (*а*, *б*), а также их минимальных (нижние линии) и максимальных (верхние линии) значений (*в*, *г*) для однодольных (*а*, *в*) и двудольных (*б*, *г*) растений на градиенте влажности почвы.

По оси абсцисс — запас воды в почве, мм; по оси ординат — коэффициенты вариации (%).

шо установленным фактом. Но так как средневидовые (а также средние для участков) оценки показателей интенсивности транспирации имеют тенденцию к вполне определенным изменениям на градиенте влажности почвы (рис. 6, 7), то и варьирование признаков, оцениваемое по стандартным отклонениям или амплитудам, будет изменяться соответствующим образом. Другими словами, варьирование признака, оцененное по амплитудам, будет свидетельствовать не о степени адаптации растений к условиям произрастания, а скорее о большей или меньшей средней величине показателя.

В связи с этим обратимся к рассмотрению коэффициентов вариации выборок на градиенте влажности почвы (рис. 11). Коэффициенты вариации интенсивности транспирации имеют тенденцию к увеличению по мере уменьшения запасов влаги в почве (рис. 11, *а*, *б*; коэффициент детерминации для однодольных равен 0.375, для двудольных — 0.272). Поэтому в определенном смысле может быть справедливо утверждение В. М. Свешниковой (1979) об адаптивном значении этой тенденции (при корректной оценке лабильности коэффициентами вариации). Со статистической точки зрения это означает просто то, что по мере продвижения против градиента влажности почвы (в сторону уменьшения запасов влаги в почве) величины стандартных отклонений приближаются к средним значениям (при отсутствии заметных различий между видами однодольных и двудольных растений).

Однако существенным моментом этой тенденции является не просто увеличение коэффициентов вариации против градиента влажности почвы, а постепенное расширение зоны, в которой встречаются эти коэффициенты (рис. 11, *в*, *г*). В гумидной части градиента варьирование интенсивности транспирации находится на одном (достаточно низком) уровне. По мере уменьшения запасов влаги в почве диапазон, в котором наблюдаются средневидовые коэффициенты вариации, расширяется.

Обсуждение

Интенсивность транспирации однодольных и двудольных растений различается на большей части градиента влажности почвы. Это связано, судя по всему, с различиями между этими группами видов по плотности сложения мезофилла. Меньшая скорость испарения воды представителями группы однодольных предопределена меньшим парциальным объемом межклетников у этих растений. В то же время плотность сложения мезофилла однодольных растений на градиенте практически не изменяется. Однако на этом основании нельзя сделать заключение о неизменной степени ксероморфности однодольных растений по мере ухудшения условий почвенного водоснабжения. Скорее следует предположить, что количество межклетников в листьях однодольных растений не является единственным признаком для суждения о степени их ксероморфности. Растения этой группы отличаются наличием других структурных признаков, эффективно ограничивающих потери воды на испарение при недостатке ее в почве. Можно отметить для злаков и осок наличие шарнирных (моторных) клеток, действие которых направлено на свертывание листьев при дефиците почвенной влаги. Эти клетки, так же, как и клетки эпидермиса этих растений, могут исполнять роль резервуаров для запасания воды. Помимо этого в листьях однодольных часто достаточно хорошо развиты и специализированные водозапасающие ткани.[2]

---

[2] Кроме того, между однодольными и двудольными растениями существуют и другие существенные различия. Листья однодольных имеют поляризованный (интеркалярный) рост из точечного источника клеток в основании листа. Таким образом, наиболее старые клетки находятся в верхней части листовых пластинок. С другой стороны, листья двудольных имеют много точек роста, мозаично расположенных на пластинке, а клоны новых клеток образуются на протяжении всего периода роста и развития листьев. В связи с этим однодольные и двудольные растения различаются и по характеру распределения устьиц. У двудольных устьица распределены на листовой пластинке достаточно равномерно (или случайно). Молодые листья однодольных совсем не имеют устьиц. На развитых листьях этой группы растений устьица сгруппированы в линейные цепочки, внутри которых они чередуются с обычными эпидермальными клетками (Croxdale, 1998, 2000; Martin, Glover, 1998; Hernandez et al., 1999).

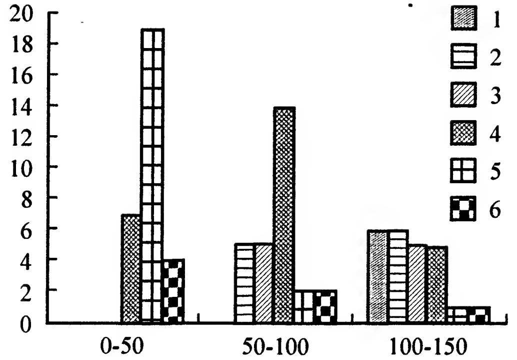


Рис. 12. Распределение экологических типов растений на градиенте влажности почвы.

1 — гигрофиты и гидрофиты, *2* — мезофиты, *3* — ксеромезофиты, *4* — мезоксерофиты, *5* — ксерофиты, *6* — суккуленты и суккуленты с коронарным синдромом. По оси абсцисс — запас воды в почве, мм; по оси ординат — число видов.

Поэтому, несмотря на то что мы не можем дать сравнительную оценку степени ксероморфности двудольных и однодольных растений на основании данных о плотности мезофилла, мы все же можем сделать предположение, что именно этот признак оказывает влияние на наблюдаемые различия в скорости испарения воды между этими группами видов.

Разброс средневидовых величин интенсивности транспирации на градиенте влажности почвы имеет «клиновидный» характер. Узкая часть «клина» расположена в аридной части градиента, широкая — в гумидной (рис. 6). Сходство видов в сообществах по реализации процесса испарения (и, видимо, поглощения) воды изменяется с изменением положения фитоценозов на градиенте влажности почвы. В наиболее суровых условиях произрастания, с минимальным количеством доступной почвенной влаги, произрастают виды с очень похожими значениями показателей водного режима. По мере продвижения вдоль градиента в сторону увеличения влажности почвы сходство видов постоянно снижается, достигая минимума в самых гумидных экотопах.

Для того чтобы обсудить этот интересный и важный экофизиологический факт, сделаем ряд достаточно схематичных допущений об изменениях экологической и фитоценотической обстановки на градиенте влажности почвы.

1. Экологическая емкость экотопов увеличивается вдоль градиента влажности почвы. Поскольку, как уже было отмечено, транспирация является в высокой степени ресурсозависимым процессом (т. е. зависит от количества доступной почвенной влаги), экологическая емкость в данном случае связана, прежде всего, с количеством воды в почве.

2. Число видов (ценопопуляций) в каждом сообществе имеет тенденцию увеличиваться пропорционально увеличению экологической емкости экотопов. Это в какой-то степени может отражать тенденцию увеличения количества экониш в более гумидных местообитаниях. По определению Т. А. Работнова (1973), количество ниш в растительных сообществах соответствует количеству видов. Однако в связи с неоднозначностью самой проблемы экологической ниши у растений (Василевич, 1983) мы не будем проводить прямое сопоставление емкости экотопа и количества экониш в нем. Отметим, что плотность ценопопуляций и насыщенность сообществ видами увеличивается, а пространственное разобщение ценопопуляций в фитоценозах уменьшается вдоль градиента влажности почвы. Так, в ковыльково-луково-баглуровом сообществе общее проективное покрытие составляло 3—5 % (запас надземной фитомассы изменялся в разные по условиям увлажнения годы от 13 до 30 г/м$^{-2}$) (Казанцева, 1986), в то время как в псаммофитно-степных сообществах — около 60 % (плотность побегов составляла 1200 экз./м$^{-2}$, запас надземной фитомассы — 80—190 г/м$^{-2}$, видовая насыщенность — свыше 50 видов на 100 м^{2}), на остепненных

лугах — 60—80 % (плотность побегов — 1500 экз./м$^{-2}$, запас надземной фитомассы — 180—270 г/м$^{-2}$, видовая насыщенность — 30—35 видов на 100 м^2), на настоящих и заболоченных пойменных лугах — 80—90 % (плотность побегов — 1100—2000 экз./м$^{-2}$, запас надземной фитомассы — 140—610 г/м$^{-2}$, видовая насыщенность — свыше 60—80 видов на 100 м^2) (Титов, Печенюк, 1990).

3. Экотопический отбор, наиболее строгий в аридной части градиента, слабо проявляется в его гумидной части, где преимущественно произрастают долгопоемные заболоченные и среднепоемные настоящие луга (Титов, Печенюк, 1990). Сообщества этих типов лугов являются наименее устойчивыми и слабоорганизованными системами: разногодичные флуктуации урожая и обилия видов по массе выражены в них достаточно резко (Титов, Печенюк, 1990).

Экотопический отбор, судя по всему, не связан с конкурентными отношениями между растениями и является тем первым грубым фильтром, который отсеивает виды, экологическая норма которых не соответствует условиям конкретного местообитания, не позволяя им давать всходы. В аридных экосистемах он разрешает возникать популяциям, имеющим по классификации J. P. Grime (1979), толерантную стратегию, что отражает наибольшую строгость этого отбора.[3] В средней и гумидной частях градиента возникают популяции с конкурентными и/или конкурентнорудеральными стратегиями, что связано с достаточным количеством ресурсов (Бигон и др., 1989) и слабой напряженностью экотопического отбора.

Иллюстрацией изменения напряженности экотопического отбора на градиенте влажности почвы может служить, по нашему мнению, распределение экологических типов растений (по отношению к условиям почвенного увлажнения) в разных его частях (рис. 12). В аридной части градиента присутствуют только мезоксерофиты, ксерофиты и суккуленты с преимущественным преобладанием ксерофитов. В средней части градиента можно наблюдать представителей всех экологических типов (за исключением, разумеется, гигрофитов и гидрофитов). В этих экологических условиях преобладание получают мезоксерофиты, а также ксеромезофиты и мезофиты. В гумидной части градиента можно встретить представителей всех без исключения экологических типов. Отсутствие ряда экологических групп в аридной и средней частях градиента можно рассматривать скорее как результат действия экотопического отбора, чем конкурентных отношений между растениями. В гумидной части градиента снижение доли участия мезоксерофитов, ксерофитов и суккулентов (рис. 12) обусловлено, по нашему мнению, межвидовой конкуренцией при отсутствии или слабой выраженности экотопического отбора (однако можно представить, что в местообитаниях, свойственных гидрофитам, действует строжайший экотопический отбор: в этом отношении наиболее аридные и гумидные экотопы подобны друг другу).

Таким образом, в травяных сообществах аридных экосистем относительно высокое сходство реализации процесса транспирации у разных растений может быть обусловлено жестким экотопическим отбором (через который проходит набор видов, в наибольшей степени соответствующий данным условиям произрастания) и слабой выраженностью конкурентных отношений между ними. Популяции, имеющие толерантные жизненные стратегии, испаряют такое количество воды, которое доступно им в этих местообитаниях. После выпадения осадков или в опытах с поливом (табл. 2) скорость испарения воды может возрастать в 1.5—3 раза (даже у такого вида, как *Anabasis brevifolia*). Другими словами, функциональный потенциал этих растений может быть значительно выше наблюдаемого, однако ограниченные и одинаковые для всех особей (в силу отсутствия или слабой конкуренции) ресурсы воды в почве выравнивают средние уровни интенсивности транспирации. Видоспецифичность по этому признаку практически отсутствует.

---

[3] Этому не противоречит широкое распространение в аридных экосистемах растений с C_4-синдромом. C_4-фотосинтез является дополнительным к стандартному C_3-пути и увеличивает эффективность фиксации CO_2. C_4-растения используют в мезофилле фосфоенолпируват-карбоксилазу (PEPC) для ассимиляции атмосферной углекислоты 3-углеродным фосфоенолпируватом, в результате чего образуется 4-углеродные соединения. Они транспортируются затем в клетки обкладок пучков, где подвергаются декарбоксилированию, что создает внутри клеток относительно высокую концентрацию углекислоты. Эта углекислота присоединяется к рибулоздифосфату (RuBP) посредством RuBP-карбоксилазы (RuBisCO) уже в цикле Кельвина (Kellog, 1998). Таким образом, C_4-растения могли иметь повышенную конкурентоспособность в периоды геологической истории с низкой концентрацией углекислоты и высокой температурой воздуха (McAllister et al., 1998; Monson, 1999, цит. по: Loomis, Amthor, 1999; Ward, Strain, 1999; Edwards et al., 2001). Возникновение C_4-фотосинтеза относят ко времени 15 млн л. н. (Kellog, 2001), а его широкое распространение, повлекшее за собой глобальные экосистемные перестройки, имело место 7—5 млн л. н. (Ehleringer, Cerling, 1995). C_4-растения, особенно злаки, широко распространены в степных экосистемах Северной и Южной Америк, Африки, Австралии (Ковалев, 2000; Kellog, 2001). Однако эти растения, с их ярко выраженными адаптивными возможностями и очень высокими показателями фотосинтеза и роста (Гамалей и др., 1992), не могут, по-видимому, создавать конкурентные популяции, поскольку плотность ценопопуляций этих растений (из-за сильного пресса среды) несравнима с плотностью любой ценопопуляции более гумидных экосистем.

В гумидных местообитаниях, несмотря на то что запасы воды в почве неограничены (или достаточно обильны), в одном и том же сообществе сосуществуют виды как с высокой, так и с низкой скоростью испарения воды (рис. 6) при достаточно слабом экотопическом отборе, но при более напряженных конкурентных отношениях между видами. Длительное и успешное сосуществование в фитоценозе ценопопуляций с конкурентными стратегиями, использующих один и тот же ресурс, возможно только при разделении ими экологических ниш (как в пространстве, так и во времени). Наблюдаемое разнообразие средних уровней испарения воды в гумидных экотопах, судя по всему, и является отражением такой дифференциации. Поскольку в результате разделения ниш виды сохраняют доминирующее положение в сообществах, то используемые ими запасы почвенной влаги должны отвечать их конституционным потребностям. Поэтому можно предположить, что увеличение разнообразия средних уровней скорости испарения воды на градиенте влажности почвы является следствием увеличения разнообразия видоспецифических реакций растений на изменения экологической обстановки. Но поскольку одни и те же виды в разных экотопах легко изменяют эти средние уровни (см., например, *Leymus chinensis* и *Sanguisorba officinalis*: табл. 2), то мы склонны рассматривать подобную видоспецифичность как в высокой степени относительную, не достигшую уровня определенной функциональной специализации. Накопленный фактический материал показал, что различия между видами на градиенте влажности почвы носят скорее «структурноспецифический» характер (что связано с принадлежностью к таксонам такого ранга, как однодольные и двудольные).

Как уже упоминалось выше, разброс коэффициентов вариации интенсивности транспирации на градиенте влажности почвы, так же, как и разброс средних значений, имеет «клиновидный» характер (рис. 11). Различие состоит в том, что узкая часть «клина» находится в гумидной части градиента, а широкая — в аридной. В гумидных экотопах, как видно из представленных данных, все коэффициенты вариации находятся на одном уровне. В наиболее сухих местообитаниях могут встречаться как очень низкие коэффициенты вариации, так и очень высокие. Это может означать, что в условиях с ограниченными запасами почвенной влаги, где диапазон экологических ниш по определению очень узок, растения избегают межвидовой конкуренции за воду не только за счет дифференциации экониш (следует учитывать заметное пространственное разобщение между особями), но и за счет разных диапазонов функциональной изменчивости, определяемых структурой. Одни виды изменяют скорость испарения воды вслед за каждым изменением экологической обстановки, другие довольствуются теми небольшими возможностями, которые предоставляет им экотоп для поддержания жизнедеятельности. Об этом же свидетельствует зависимость коэффициентов вариации от средневидовых значений интенсивности транспирации (рис. 13). У видов с низкими в среднем значениями скорости испарения воды зона разброса коэффициентов вариации наиболее широка, в противоположность видам с высокими величинами интенсивности транспирации.

В гумидных экотопах подвижность интенсивности транспирации находится в очень узком диапазоне значений, несмотря на большие различия в средних уровнях процесса транспирации. Это может быть связано только с тем, что в дневной и

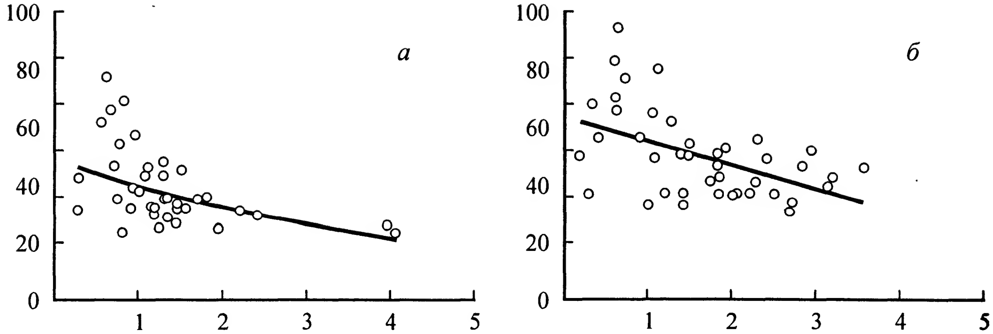


Рис. 13. Связь коэффициентов вариации с соответствующими средневидовыми значениями интенсивности транспирации для однодольных (*а*) и двудольных (*б*) растений.

По оси абсцисс — интенсивность транспирации, г/г × ч; по оси ординат — коэффициенты вариации (%).

сезонной динамике этот показатель в малой степени коррелирует с изменениями факторов среды, что является частным случаем низкой сложности организации водного режима растений (Шереметьев, 1991) в местообитаниях с высокими запасами влажности почвы.

Выводы

Статистический анализ интенсивности транспирации на градиенте влажности почвы показал следующее.

1. Весь массив исходных данных интенсивности транспирации имеет среднее значение $x = 1.538\ g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{\mathrm{dry\ mass}} \cdot h^{-1}$. Типичные значения интенсивности транспирации травянистых растений на градиенте влажности почвы не превышают $3 g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{\mathrm{dry\ mass}} \cdot h^{-1}$.

2. Оптимальные для транспирации диапазоны температуры и дефицита влажности воздуха составляют соответственно 20—28 °С и 5—24 мб.

3. Наиболее заметные различия по скорости транспирации можно увидеть между видами однодольных и двудольных растений. Соответствующие средние значения этого признака равны 1.358 и 1.759 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{\mathrm{dry\ mass}} \cdot h^{-1}$.

4. Показано, что растения с более плотным мезофиллом при прочих равных условиях испаряют воду медленнее, чем виды с большим количеством межклетников в листьях. Во всех местообитаниях у однодольных растений листья более плотные, чем у двудольных, что, по-видимому, и определяет различия в скорости испарения воды этими группами растений.

5. Однодольные суккуленты испаряют воду значительно интенсивнее, чем однодольные склерофиты. Однако запасы воды у склерофитов обновляются вдвое быстрее, чем у суккулентов.

6. Ширина зоны разброса средневидовых уровней увеличивается от аридной к гумидной части градиента. Это иллюстрируется сравнением трендов минимальных и максимальных для каждого сообщества средневидовых значений интенсивности транспирации.

7. При исследовании коэффициентов вариации выявлено постепенное расширение зоны, в которой встречаются эти коэффициенты против градиента влажности почвы. В гумидной части градиента варьирование интенсивности транспирации находится на одинаковом для всех растений уровне. По мере уменьшения запасов влаги в почве диапазон, в котором наблюдаются средневидовые коэффициенты вариации, расширяется.

Сделаны предположения: а) в травяных сообществах аридных экосистем относительно высокое сходство реализации процесса транспирации у разных растений может быть обусловлено жестким экотопическим отбором и слабой выраженностью конкурентных отношений между ними. Наблюдаемое разнообразие средних уровней испарения воды в гумидных экотопах является отражением дифференциации экониш; б) различия между видами на градиенте влажности почвы носят «структурноспецифический» характер, что связано с принадлежностью к таксонам такого высокого ранга, как однодольные и двудольные; в) в условиях с ограниченными запасами почвенной влаги растения избегают межвидовой конкуренции за воду не только за счет дифференциации экониш, но и за счет разной лабильности в использовании одного и того же ресурса среды; г) низкая подвижность интенсивности транспирации в гумидных экотопах связана с низкой сложностью организации водного режима растений.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Ю. В. Гамалею, Н. Н. Слемневу и Н. С. Мамушиной за консультации, обсуждение и критические замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 95-04-11195 и 98-04-49814).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бейдеман И. Н. Справочник по расходу воды растениями в природных зонах СССР (геоботаническая и экологическая характеристики). Новосибирск, 1983. 256 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М., 1989. Т. 2. 477 с.

Бобровская Н. И. Водный режим растений степей и пустынь Монголии. СПб., 1991. 154 с.

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с.

Василевская В. К. Развитие экологической анатомии в СССР // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 5. С. 654—664.

Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений: Юго-Восточные Каракумы. Л., 1977. 256 с.

Гамалей Ю. В. Признаки ксероморфизма // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 67—84.

Гамалей Ю. В., Глаголева Т. А., Кольчевский К. Г., Чулановская М. В. Экология и эволюция типов C_4-синдрома в связи с филогенией семейств *Chenopodiaceae* и *Poaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 1—12.

Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 45—66.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Казанцева Т. И. Распределение и динамика продуктивности надземной фитомассы // Пустыни Заалтайской Гоби. М., 1986. Ч. 1. С. 106—114.

Кайбияйнен Л. К. Ритмологические и параметрические аспекты адаптации растений к конкретным условиям среды // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, 1984. С. 53—65.

Ковалев О. В. Эволюция C_4-синдрома фотосинтеза у цветковых растений // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 11. С. 7—20.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1980. 294 с.

Работнов Т. А. Факторы устойчивости наземных фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1973. Т. 78. Вып. 4. С. 67—76.

Свешникова В. М. Доминанты казахстанских степей (эколого-физиологическая характеристика). Л., 1979. 192 с.

Свешникова В. М. Водный режим дерновинных злаков Евразиатской степной области // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 8. С. 67—79.

Слемнев Н. Н. Эколого-физиологические особенности растений сухих степей. Фотосинтез // Сухие степи МНР. Стационарные исследования. Л., 1988. Ч. 2. С. 6—31.

Титов Ю. В., Печенюк Е. В. Динамика травяной растительности поймы реки Хопёр. Л., 1990. 140 с.

Шереметьев С. Н. Экология водного режима пустынных, степных и луговых растений Монголии // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1991. 33 с.

Croxdale J. L. Stomatal patterning in monocotyledons: *Tradescantia* as a model system // J. Exp. Bot. 1998. Vol. 49. Special Issue. P. 279—292.

Croxdale J. L. Stomatal patterning in Angiosperms // Ann. Bot. 2000. Vol. 87. N 8. P. 1069—1080.

Edwards G. E., Furbank R. T., Hatch M. D., Osmond C. B. What does it take to be C_4? Lessons from the evolution of C_4 photosynthesis // Plant Physiol. 2001. Vol. 125. N 1. P. 46—49.

Ehleringer J. R., Cerling T. E. Atmospheric CO_2 and ratio of intercellular to ambient CO_2 concentrations in plants // Tree Physiol. 1995. Vol. 15. N 2. P. 105—111.

Hernandez M. L., Passas H. J., Smith L. G. Clonal analysis of epidermal patterning during maize leaf development // Developmental Biology. 1999. Vol. 216. N 2. P. 646—658.

Grime J. P. Plant strategies and vegetation process. New York, 1979. 222 p.

Kellog E. A. Relationships of cereal crops and other grasses // Proc. Natl. Acad. Sci. 1998. Vol. 95. N 5. P. 2005—2010.

Kellog E. A. Evolutionary history of the grasses // Plant Physiol. 2001. Vol. 125. N 3. P. 1198—1205.

Loomis R. S., Amthor J. S. Yield potential, plant assimilatory capacity, and metabolic efficience // Crop Sci. 1999. Vol. 39. N 6. P. 1584—1596.

Martin C., Glover B. J. Cellular differentiation in the shoot epidermis // Current Opinion in Plant Biology. 1998. Vol. 1. N 6. P. 511—519.

McAllister C. A., Knapp A. K., Maragni L. A. Is leaf-level photosynthesis related to plant success in a highly productive grassland? // Oecologia. 1998. Vol. 118. N 1—2. P. 40—46.

StatSoft, Inc. Электронный учебник по статистике. Москва, 2001. StatSoft. WEB: http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm.

Tranquillini W. Über den Einfluss von Übertemperaturen der Blätter bei Dauereinschluss in Küvetten auf dei ökologische CO_2-Assimilatinnmessung // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1954. Bd 67. H. 6/7. S. 191—204.

Ward J. K., Strain B. R. Elevated CO_2 studies: past, present and future // Tree Physiol. 1999. Vol. 19. N 4—5. P. 211—220.

SUMMARY

The transpiration rate was analyzed for 61 species of herbaceous plants from 16 communities growing on a wide soil moisture gradient. On a soil moisture gradient all array of input data of transpiration rate has average value $x = 1.538\ g_{H_2O} \cdot g_{dry\ mass} \cdot h^{-1}$. The typical values of transpiration rate of herbaceous plants on a soil moisture gradient do not exceed 3 $g_{H_2O} \cdot g_{dry\ mass} \cdot h^{-1}$. The ranges of temperature and air moisture deficit optimal for transpiration are 20—28 °C and 5—24 mb respectively. The most striking distinctions in transpiration velocity are observed between monocotyledonous and dicotyledonous plant species. The respective average values of this character are 1.358 and 1.759 $g_{H_2O} \cdot g_{dry\ mass} \cdot h^{-1}$. Plants with denser mesophyll (other things being equal) evaporate slower, than species with more intercellular space in leaves. In all habitats leaves of monocotyledons are denser than those of dicotyledons, that apparently determines distinctions in the evaporation velocity by these plant groups. Monocotyledonous succulents evaporate water much more intensively than monocotyledonous sclerophytes. However, water deposits in sclerophytes are refreshed twice faster than in succulents. The width of a dispersion zone of species average levels is increased from arid to humid part of the gradient. It is illustrated by comparison of trends of species average values of transpiration rate minimal and maximal for each community. A study of coefficients of variation, a gradual dilating is revealed of a zone where these coefficients exist against the soil moisture gradient. In humid part of the gradient the variation of transpiration rate is on the same level for all plants. As the holard decreases, the range, where species average coefficients of variation are observed, extends. The suppositions are made: a) in grassy communities of arid ecosystems a rather high resemblance of realization of transpiration process in different plants can be determined by a rigid ecotopic selection and weakly expressed competition between plants. An observable diversity of average levels of water evaporation in humid ecotopes is a reflection of econiche differentiation; b) the interspecific distinctions on the soil moisture gradient are «structure-specific», that is depending on belonging to taxa of such a high rank as monocotyledons and dicotyledons; c) in conditions with limited soil water store plants avoid an interspecific competition for water by not only differentiation of econiches, but also owing to different lability in use of the same soil resource; d) a low flexibility of transpiration rate in humid ecotopes is related to a low complexity of organization of water regime of the plants.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.951.54 + 581.46

© Л. А. Асеева

НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ВЕНЧИКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *VERONICA* (*SCROPHULARIACEAE*) И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ РОДА

L. A. ASEYEVA. SOME MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF COROLLA *OF VERONICA* (*SCROPHULARIACEAE*) SPECIES AND THEIR TAXONOMIC VALUE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: aseyeva@mailbox.alkor.ru
Поступила 29.12.2001

Исследованы некоторые морфологические признаки венчика 51 вида рода *Veronica* и отдельных представителей близких родов трибы *Veroniceae* (соотношение длины трубки венчика и длины венчика на его адаксиальной (задней) стороне, опушение внутренней части трубки венчика, количество проводящих пучков, входящих в основание трубки венчика, опушение долей отгиба венчика). Сделаны предположения о возможных родственных связях некоторых однолетних вероник. Наиболее примитивным у вероник является венчик с короткой, неопушенной внутри трубкой и 5 сосудистыми пучками, входящими в ее основание, как у *Veronica grandiflora*.

Ключевые слова: *Veronica*, венчик, морфология.

Цветок представителей рода *Veronica* L. медианно-зигоморфный, тетрациклический. Венчик более или менее сростнолепестный, состоит из трубки и отгиба. Длина трубки венчика различна у разных групп и служит важнейшим признаком при характеристике внутривидовых систематических групп вероник — секций и подсекций, в частности, в качестве систематического признака может использоваться отношение длины трубки венчика к ее ширине — «ratio» (Montserrat-Recoder, 1968; Еленевский, 1978).

Изучение морфологических признаков венчика вероник, в том числе проводящей системы и относительной длины трубки венчика, впервые было проведено в 1891 г. H. O. Juel. Этот вопрос затрагивался в исследованиях T. Yamazaki (1957), P. Montserrat-Recoder (1968) и А. Г. Еленевского (1978). Развитие цветка и некоторые морфологические признаки венчика вероник изучались также в работах C. M. Kampny с соавт. (1993, 1994).

Цель настоящей работы — изучение некоторых морфологических признаков венчика ряда представителей рода *Veronica*, произрастающих на территории России и сопредельных государств, и выяснение их значения для систематики рода.

Материал и методы исследования

Были исследованы венчики 51 вида из разных секций рода *Veronica* и некоторых представителей других родов трибы *Veroniceae* (*Paederota*, *Paederotella*, *Veronicastrum*, *Wulfenia*). Материалом для исследования послужили образцы, хранящиеся в коллекции гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Сравнительно-морфологические исследования проводились при помощи бинокулярной лупы МБС-1 с последующей зарисовкой на миллиметровой бумаге.

Результаты и обсуждение

Отгиб венчика вероник состоит из 4 неравных долей, наиболее крупной из которых обычно является задняя, образованная в ходе эволюции путем срастания двух долей изначально пятичленного венчика. Одним из доказательств того, что исходный цветок вероник был пятимерным, можно считать наличие у многих видов пяти проводящих пучков, входящих в основание трубки венчика.

Цвет венчика обычно голубой, лиловый или синий, различной интенсивности, реже — белый, розовый или красный. Иногда венчик окрашен неравномерно. Отсутствие у вероник желтой окраски венчика, характерной, например, для представителей рода *Paederotella*, возможно, указывает на относительную молодость рода, так как антоцианы, обусловливающие синюю окраску, являются более специализированными, чем флавоны (Благовещенский, 1966). Окраска венчика и его размер являются важными для систематики признаками, однако в нашей работе эти признаки не рассматриваются.

Тычинок у *Veronica* 2; они прирастают нитями к трубке обычно в средней ее части (иногда — в верхней или, наоборот, в нижней части) в области срастания задней доли венчика с боковыми. Тычиночные нити различаются по длине, могут быть утолщены в средней части в различной степени. У представителей рода *Veronicastrum* тычиночные нити в средней части опушены.

Для многих видов вероник характерно опушение внутренней части трубки венчика в виде волосистого кольца различной ширины. Опушение может быть длинным или коротким; у ряда видов, например, у представителей секции *Beccabunga*, оно отсутствует.

Следует заметить, что на адаксиальной (задней) стороне венчика трубка несколько короче, чем на абаксиальной, особенно этот признак выражен у представителей родов *Paederota* и *Wulfenia*. Kampny с соавт. (1993) также отмечали, что трубка венчика *V. chamaedrys* длиннее на абаксиальной стороне. В проделанной нами работе оценивалось соотношение длины трубки венчика и длины венчика на его адаксиальной (задней) стороне.

Полученные результаты приведены в таблице.

Исследованные признаки венчика стабильны на индивидуальном и видовом уровне. Длина трубки венчика может незначительно варьировать, например, у видов *V. incana*, *V. maritima*, *V. pinnata*. У *V. pinnata* наблюдается различная длина трубки венчика на уровне подвидов. На секционном уровне наиболее однородными по признакам венчика являются секции *Beccabunga* и *Chamaedrys*. В пределах других секций признаки венчика варьируют. Например, длина трубки венчика у представителей одной и той же секции может быть различна — это касается, например, секций *Pocilla*, *Pseudolysimachium* и особенно *Veronicastrum*.

Полученные результаты свидетельствуют, что исследованные признаки могут быть использованы для целей систематики. В частности, у некоторых видов тычинки прикреплены не в средней части трубки венчика, а в основании трубки, как у *V. gentianoides*, или, наоборот, в ее верхней части, как у *V. densiflora* (см. рисунок, *4*). Также важным признаком на уровне вида является наличие, как у большинства видов, или отсутствие, как у *V. alpina*, *V. ciliata*, *V. beccabunga*, *V. heureka* (см. рисунок, *5*), *V. biloba*, опушения во внутренней части трубки венчика. Для видов *V. gentianoides*, *V. monticola* и *V. urticifolia* характерно опушение долей отгиба венчика по краю и в верхней части с наружной стороны. Такой признак, как опушение долей отгиба венчика по краю в нижней части, как у видов *V. ceratocarpa* (см. рисунок, *6*), *V. filiformis*, *V. opaca*, *V. persica* (см. рисунок, *7*), *V. polita* наряду с другими, указывает на возможные родственные связи между этими видами, несмотря на разную форму семян, которая послужила причиной отнесения этих видов к разным секциям в работе А. Г. Борисовой (1955).

Наиболее значимыми для систематики *Veronica* являются такие признаки, как длина трубки венчика и количество сосудистых пучков, входящих в ее основание.

Некоторые морфологические признаки венчика представителей рода *Veronica*

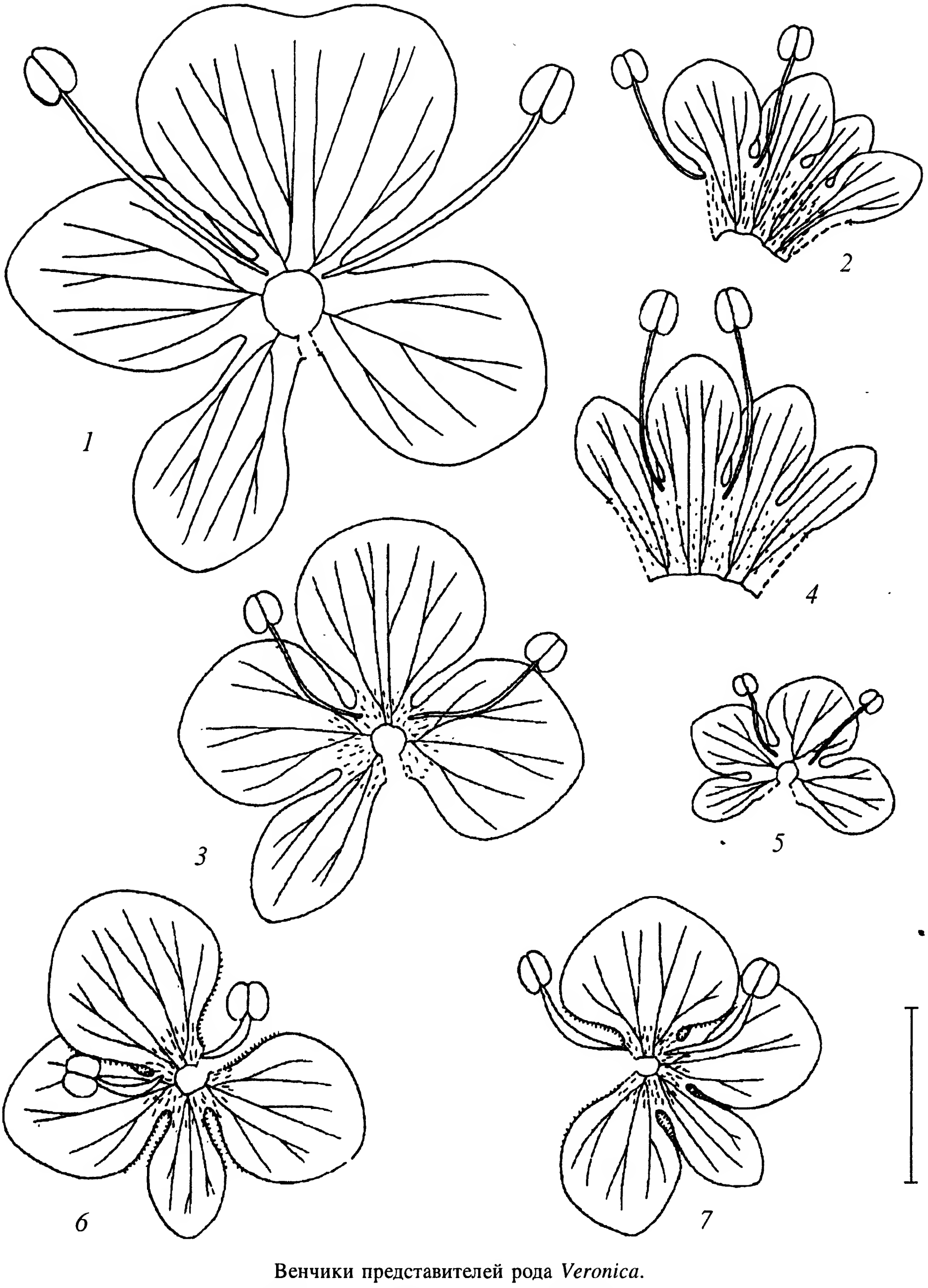
Вид	Число проводящих пучков, входящих в основание трубки венчика	Опушение долей отгиба венчика	Соотношение длины трубки венчика и длины венчика на его адаксиальной стороне	Опушение внутренней части трубки венчика	Место прирастания тычинок к трубке венчика
Genus *Veronica* L.					
Sect. *Pseudolysimachium* W. D. J. Koch					
V. barrelieri Schott	4	—	1 : 3	+	вч
V. daurica Stev.	4	—	1 : 3	+	сч
V. incana L.	4	—	до 1 : 2	+	»
V. linariifolia Pall. ex Link	4	—	до 2 : 5	+	вч
V. maritina L. (*V. longifolia* auct. non L.)	4	—	до 2 : 5	+	сч
V. pinnata L.	4	—	до 1 : 2	+	вч
V. sachalinensis Yamazaki	4	—	1 : 3	+	»
V. spicata L.	4	—	1 : 3	+	сч
Sect. *Schmidtianae* (Boriss. ex Yamazaki) Assejeva					
V. schmidtiana Regel	4	—	1 : 5	+	»
Sect. *Aphyllae* (Römpp) Assejeva					
V. grandiflora Gaerth.	5	—	1 : 8	—	нч
Sect. *Veronicastrum* W. D. J. Koch					
V. alpina L.	5	—	2 : 5	—	»
V. densiflora Ledeb.	5	—	2 : 5	+ (коротко)	вч
V. fruticans Jacq.	5	—	1 : 6	+	нч
V. macrostemon Bunge	5	—	1 : 4	—	вч
V. monticola Trautv.	5	+	до 1 : 5	+ (коротко)	Нижняя 1/3
V. stelleri Pall. ex Link	5	—	до 1 : 5	+ (коротко)	сч
Sect. *Stenocarpon* Boriss.					
V. ciliata Fisch.	5	—	2 : 5	—	»

Таблица (*продолжение*)

Вид	Число проводящих пучков, входящих в основание трубки венчика	Опушение долей отгиба венчика	Соотношение длины трубки венчика и длины венчика на его адаксиальной стороне	Опушение внутренней части трубки венчика	Место прирастания тычинок к трубке венчика
Sect. *Scutellatae* G. Don					
V. montana L.	5	—	1 : 5	—	сч
V. scutellata L.	5	—	1 : 4	—	»
V. urticifolia Jacq.	5	+	1 : 6	+ (коротко)	»
Sect. *Veronica*					
V. officinalis L.	5	—	1 : 4	+	»
Sect. *Beccabunga* (Hill) Dumort.					
V. anagallis-aquatica L.	4	—	1 : 4	+ (скудно)	»
V. beccabunga L.	4	—	1 : 4	—	»
V. heureka (M. Fisch.) Tzvel.	4	—	1 : 4	—	сч или вч
Sect. *Serpyllifoliae* G. Don					
V. gentianoides Vahl	4	+	1 : 5	+	нч
V. glareosa Sommier et Levier	4	—	1 : 5	+	сч
V. serpyllifolia L.	4	—	до 1 : 4	+	нч
V. telephiifolia Vahl	4	—	1 : 5	+	сч
Sect. *Chamaedrys* W. D. J. Koch					
V. bogosensis Tumadzhanov	5	—	1 : 5	+ (коротко)	»
V. borissovae Holub	5	—	1 : 6	+ (коротко)	»
V. caucasica Bieb.	5	—	1 : 6	+ (коротко)	»
V. chamaedrys L.	5	—	1 : 5	+	»
V. jacquinii Baumg.	5	—	1 : 5	+	»
V. filifolia Lipsky	5	—	1 : 6	+ (коротко)	»
V. krylovii Schischk.	5	—	1 : 5	+	»
V. liwanensis C. Koch	5	—	1 : 6	+	»
V. minuta C. A. Mey.	5	—	1 : 5	+	»

V. petraea (Bieb.) Stev.	5	—	1 : 5	+	»
V. propinqua Boriss.	5	—	1 : 6	+	»
V. prostrata L.	5	—	1 : 5	+	»
Sect. *Subracemosae* (Benth.) Assejeva					
V. biloba Schreb. ex L.	4	—	1 : 4	—	»
V. praecox All.	4	—	1 : 4	+ (скудно)	»
Sect. *Alsinebe* Griseb.					
V. arvensis L.	5	—	1 : 4	—	сч или вч
V. dillenii Crantz	5	—	1 : 5	—	сч
V. verna L.	5	—	1 : 4	—	»
Sect. *Pocilla* Dumort.					
V. ceratocarpa C. A. Mey.	5	+	1 : 6	+ (коротко)	сч
V. filiformis Sm.	5	+	1 : 5	+	Нижняя 1/3
V. opaca Fries	5	+	до 1 : 4	+ (коротко)	сч
V. persica Poiret	5	+	1 : 5	+ (коротко)	»
V. polita Fries	5	+	до 1 : 4	+ (коротко)	»
Sect. *Diplophyllum* (Lehm.) Walp.					
V. crista-galli Stev.	5	—	1 : 4	+ (коротко)	сч
Genus *Paederota* L.					
Paederota lutea Scop.	5	—	до 3 : 4	+	вч
Genus *Paederotella* (E. Wulff) Kem.-Nath.					
Paederotella pontica (Rupr.) Kem.-Nath.	5	—	1 : 8	—	сч
Genus *Veronicastrum* Heist. ex Fabr.					
Veronicastrum sibiricum (L.) Pennell	5	—	3 : 4	+	сч
V. tubiflorum (Fisch. et C. A. Mey.) Hara	5	—	3 : 4	+	нч
Genus *Wulfenia* Jacq.					
Wulfenia carinthiaca Jacq.	5	—	до 3 : 4	+	вч

Примечание. Виды рода *Veronica* в таблице распределены согласно предложенной нами системе (Асеева, 2002). Место прирастания тычинок: вч — верхняя, сч — средняя, нч — нижняя часть трубки венчика.



Венчики представителей рода *Veronica*.

1 — Veronica grandiflora, 2 — V. pinnata, 3 — V. borissovae, 4 — V. densiflora, 5 — V. heureka, 6 — V. ceratocarpa, 7 — V. persica. Масштабная линейка — 5 мм.

Первый из них традиционно считается одним из важнейших для систематики рода. Второму признаку не придается большого значения, хотя, на наш взгляд, его также можно рассматривать в качестве дополнительного при выделении секций и подсекций.

Число сосудистых пучков, входящих в основание трубки венчика, может служить также одним из дополнительных признаков при определении родственных отношений отдельных видов и их групп. Например, наличие 5 пучков, входящих в основание трубки венчика вида *V. ciliata*, наряду с другими признаками, обособляет его от видов секции *Beccabunga*, куда этот вид был отнесен G. Bentham (1846). Этот признак подтверждает правильность выделения Борисовой (1955) секц. *Macrostemon.*

Интересны полученные данные об однолетних видах. Мы считаем, что они образуют несколько групп, которые соответствуют секциям *Alsinebe*, *Diplophyllum*, *Pocilla*, *Subracemosae*. Признаки представителей секций *Cochlidiospermum* и *Peregrinae* в настоящей работе не рассматривались, но они приведены в статье Juel (1891). Придание каким-либо секциям однолетних вероник ранга рода (Hong, 1984), на наш взгляд, вряд ли правильно.

При сопоставлении рассматриваемых признаков с другими (жизненная форма, форма коробочки, форма семян) можно предположить существование параллельных линий развития в разных группах вероник, иногда приводящее в результате к появлению сходных признаков. Независимое формирование некоторых сходных морфологических признаков цветка у различных видов и групп вероник установлено еще J. Fischer (1920).

Сосудистые пучки, входящие в основание трубки венчика на адаксиальной стороне, имеют тенденцию к слиянию (Saunders, 1934), что можно проследить на примере ряда видов, относящихся к различным секциям, например, *V. liwanensis*, *V. borissovae* (см. рисунок, *3*), *V. densiflora.* Вполне вероятно, что, как и многие другие, этот признак формировался параллельно в различных группах вероник, поэтому переоценивать его также не стоит и нужно рассматривать обязательно в совокупности с другими признаками.

Исходными для вероник и наиболее примитивными традиционно (Вульф, 1914; Römpp, 1928; Еленевский, 1978) считаются венчики с длинной трубкой, большим ratio и с 5 входящими в основание трубки венчика сосудистыми пучками. Однако на наш взгляд, примитивными следует считать венчики с короткой, неопушенной внутри трубкой и 5 сосудистыми пучками, входящими в основание трубки венчика, такие как у *V. grandiflora* (см. рисунок, *1*) или у *Paederotella pontica.* Венчики с более длинной трубкой, характерные для представителей секц. *Pseudolysimachium* — *V. linariifolia*, *V. maritima*, *V. pinnata* (см. рисунок, *2*), а также таких видов вероник, как *V. ciliata*, *V. alpina*, *V. densiflora* и некоторых других, являются эволюционно продвинутыми и демонстрируют высокую специализацию этих видов, которая не противоречит принятым представлениям об их относительной древности.

По поводу рода *Veronicastrum* можно сказать, что характерная для его представителей необычно длинная по сравнению с таковой у вероник трубка венчика (*Veronicastrum sibiricum*, *V. tubiflorum*), наряду с другими признаками, подтверждает правильность выделения его в самостоятельный род.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Асеева Л. А. Система рода *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) флоры России // Новости сист. высш. раст. СПб., 2002. Т. 34. С. 159—173.

Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция цветковых растений. М., 1966. 327 с.

Борисова А. Г. Род *Veronica* L. // Флора СССР. М.; Л., 1955. Т. 22. С. 329—500.

Вульф Е. В. Крымско-кавказские виды рода *Veronica* и значение их для истории флоры Кавказа // Тр. Тифл. бот. сада. 1914. Вып. 15. С. 1—180.

Еленевский А. Г. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М., 1978. 259 с.

Bentham G. Veronica L. // A. P. Candolle de. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1846. Pt 10. P. 458—491.

Fischer J. Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der *Veronica*-Blüte // Zeitschr. Bot. 1920. Jahrg. 12. S. 113—160.

Juel H. O. De floribus Veronicarum Studier öfver *Veronica*-Blomman // Acta Horti Berg. 1891. Bd 1. N 5. P. 1—20.

Hong D.-Y. Taxonomy and evolution of the *Veroniceae* (*Scrophulariaceae*) with special reference to palynology // Opera Bot. 1984. N 75. P. 5—60.

Kampny C. M., Duckinson T. A., Dengler N. G. Quantitative comparison of floral development in *Veronica chamaedrys* and *Veronicastrum virginicum* (*Scrophulariaceae*) // Amer. J. Bot. 1993. Vol. 80. N 4. P. 449—460.

Kampny C. M., Duckinson T. A., Dengler N. G. Quantitative floral development in *Pseudolysimachion* (*Scrophulariaceae*): intraspecific variation and comparison with *Veronica* and *Veronicastrum* // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81. N 10. P. 1343—1353.

Montserrat-Recoder P. Orofitismo y endemismo en el genero *Veronica* // Centro Pir. Biol. Exper. 1968. N 2.

Römpp H. Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung *Veronica* // Feddes Repert. Beih. 1928. Bd 50. P. 1—173.

Saunders F. A study of *Veronica* from the viewpoint of certain floral characters // J. Linn. Soc. (Bot.). 1934. Vol. 49. P. 453—493.

Yamazaki T. Taxonomical and phylogenetic studies of *Scrophulariaceae — Veronicae* with special reference to *Veronica* and *Veronicastrum* in Eastern Asia // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.). 1957. Vol. 7. N 1—3. P. 91—162.

SUMMARY

Some morphological characters of corolla of 51 species of *Veronica* and several representatives of other genera from the tribe *Veroniceae* were examined. They are the ratio of the corolla tube length to the corolla length on the corolla adaxial side, the pubescence of the corolla tube inner part, the number of bundles coming into the base of the corolla tube. Possible relationships between some annual *Veronica* species are suggested. The corolla like that of *V. grandiflora*, with the short glabrous tube and the 5 bundles coming into its base, is the most primitive in *Veronica*.

УДК 581.41 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 8

© **И. В. Волков**

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПОДУШКОВИДНЫХ РАСТЕНИЙ ЮГО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ

I. V. VOLKOV. MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF PULVINATE PLANTS OF SOUTH-EASTERN ALTAI

Томский государственный университет

Поступила 09.11.2000
Окончательный вариант получен 21.06.2001

На территории Юго-Восточного Алтая выявлено 54 вида подушковидных растений. Выделено 6 типов строения подушек, приведено их описание.

Ключевые слова: жизненные формы, подушковидные растения, Юго-Восточный Алтай.

Подушковидные растения (ПР) (рис. 1) — это особая жизненная форма (ЖФ) многолетних растений с укороченными, обильно ветвящимися или плотно расположенными неветвящимися или слабо ветвящимися побегами (без явно выраженной центральной оси), между которыми накапливается субстрат, состоящий из отмерших частей растения и привнесенного извне материала. Тело таких растений обычно имеет более или менее плотную полусферическую или плоскосферическую форму. Как правило, у ПР имеется длительно функционирующая система главного корня, которая у некоторых видов со временем может дополняться (или заменяться) системой придаточных корней. Обычно подушковидные растения встречаются в районах с крайне неблагоприятными климатическими и почвенными условиями, на освещенных открытых местообитаниях — в тундрах, пустынях, горах, океанических побережьях. По классификации Раункиера, подушковидные растения относятся к хамефитам и гемикриптофитам.

На территории Юго-Восточного Алтая (юго-восточная часть Республики Алтай) подушковидные растения встречаются в основном в субнивальном, альпийском и горно-степном поясах. В субнивальном и верхней части альпийского поясов они

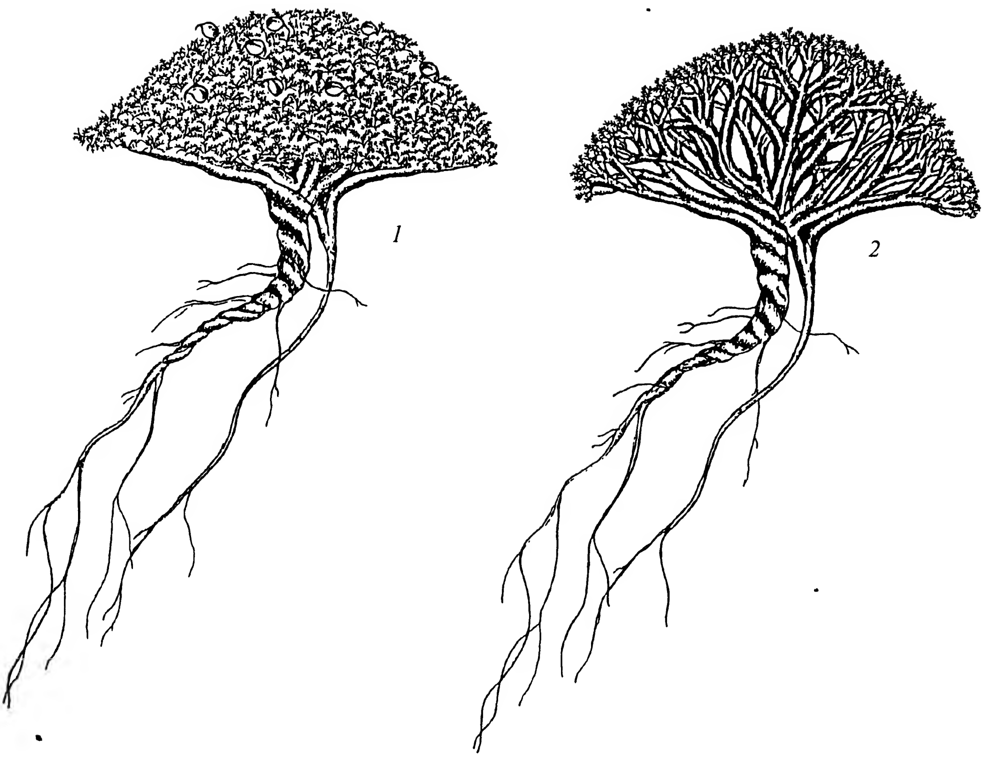


Рис. 1. Подушковидное растение *Oxytropis trichophysa*.

1 — внешний вид растения, *2* — внутреннее строение подушки.

образуют сообщества — криофитные подушечники. Ксерофитные подушечники распространены в горно-степном поясе в основном на склонах гор, окружающих Чуйскую и Курайскую котловины.

Подушковидные растения являются одним из интереснейших объектов растительного мира, привлекавшим и продолжающим привлекать внимание многих исследователей. На основании различных подходов к изучению этих растений были предложены различные классификации (Reiche, 1893; Schröter, 1908; Hauri, 1912; Станюкович, 1949; Ellenberg, 1986; Хохряков, 1994, и др.). Наиболее полно разработанная классификация подушковидных растений предложена Рау (Rauh, 1939), выделявшем радиально-шаровидные подушки, радиально-плоские подушки, дерновинные подушки, розеточные подушки, суккулентные подушковидные растения, подушковидные мхи, гапаксантные подушковидные растения (ложноподушковидные).

В классификациях подушковидных растений используются различные критерии: форма, величина, характер поверхности, наличие и качество заполняющего подушки материала, плотность, характер опушения, тип ветвления, особенности строения корневых систем (в том числе в онтогенезе), степень вегетативной подвижности, способность к партикуляции, степень погруженности в субстрат и т. д. Таким образом, предложенные классификации отражают различные подходы к изучению подушковидных растений, но, несмотря на достаточно большую историю изучения этой группы растений, не было предложено классификации строения побеговых систем или скелетной основы, отражающей сущность растительной морфы. Такие морфологические критерии, как форма, величина, плотность, характер поверхности подушки, наличие и качество заполняющего ПР материала, строение корневых систем, погруженность в субстрат имеют большое значение, но часто являются сильно варьирующими признаками, зависящими от возрастной стадии и типа местообитания.

Типичная подушковидная форма у растений образуется благодаря уменьшению относительной длины побегов и ветвлению нескольких порядков с акротонным усилением, самое верхнее из которых способствует созданию плотной поверхности. На территории Юго-Восточного Алтая подобную структуру имеют *Oxytropis trichophysa* Bunge (рис. 1), *Silene turgida* Bieb. ex Bunge, *Potentilla biflora* Willd. ex Schlecht. и др. Подушки могут также образоваться в результате полимеризации многочисленных одревесневающих в той или иной степени побегов, исходящих из одного или нескольких оснований (кущение), между которыми накапливается субстрат, например, *Rhodiola coccinea* (Royle) Boriss., *Saxifraga androsacea* L. (рис. 2), причем поверхностная часть у таких растений может быть достаточно плотной и ровной. Плотность структуры достигается как путем увеличения относительного количества побегов и листьев (полимеризация), так и накоплением в подушке субстрата, состоящего из органических остатков самого растения и неорганического материала, принесенного извне.

Субстрат, накапливающийся внутри ПР, обычно является частью их структуры, что позволяет рассматривать эту специфическую ЖФ как комплекс, состоящий не только из живых и неживых структурированных тканей растения, но и из неорганического материала, носящего неструктурированный характер, который придает этим растениям специфические особенности. Характер строения и длительность жизни ПР способствуют накоплению отмерших органических остатков растения и задержанию занесенного ветром мелкого обломочного материала и пыли, которые довольно быстро заполняют относительно небольшой объем подушки между плотно расположенными побегами. Часть заполняющего подушку материала может попадать внутрь в результате контрактильной деятельности корневой системы. Таким образом, субстрат, накапливающийся внутри ПР, является одним из характерных признаков этой ЖФ. В отдельных случаях небольшие молодые растения, например *Eritrichium pulviniforme* M. Popov (рис. 2), не имеют заполняющего субстрата, и критериями отнесения их к ПР является морфологическая схема строения, форма и плотность структуры.

В ходе изучения морфологического строения подушковидных растений Юго-Восточного Алтая было выявлено 6 типов подушек, которые названы в соответствии с латинскими (родовыми или родово-видовыми) названиями наиболее характерных ПР.

1. *Saxifraga androsacea* L. (рис. 2) по типу строения можно отнести к розеточным (полурозеточным, по: Жмылев и др., 1993) растениям, но внутри нее, у основания плотно расположенных слабо ветвящихся побегов, усаженных мелкими листьями, на определенной стадии развития часто накапливается субстрат, состоящий из отмерших листьев и мелкообломочного материала, в результате чего растение приобретает форму плотной подушки. В этом случае накопление субстрата в основании растения можно считать чертой, отличающей подобные подушковидные растения от плотных розеточных и полурозеточных жизненных форм. Сходное строение с *Saxifraga androsacea* имеют *S. oppositifolia* L., *Eritrichium pulviniforme* (рис. 2), что позволяет нам отнести их к одному морфологическому типу ПР. В этом случае довольно тонкие, одревесневшие побеги растений, усаженные мелкими листьями, которые так же отмирают и перегнивают в глубине подушки, имеют ветвящийся характер. Подобный тип морфологического строения мы выделяем как Eritrichium-тип (рис. 2). Плотно расположенные побеги и листья у некоторых небольших подушек, относящихся к этому типу, создают компактные травянистые подушки, причем зона живых листьев обычно не превышает нескольких сантиметров, при увеличении размеров подушки появляется и растет зона, в которой скапливаются отмершие листья и частицы субстрата. При небольших размерах подушки (4—5 см в диам.) листья могут функционировать по всей ее толще, но при увеличении размеров подушки плотно расположенные листья в верхней части затеняют нижние, что, по-видимому, и является причиной их отмирания. Как видно из рис. 2, у ПР этого типа плотная поверхность формируется не в результате усиления ветвления побегов в «коровой

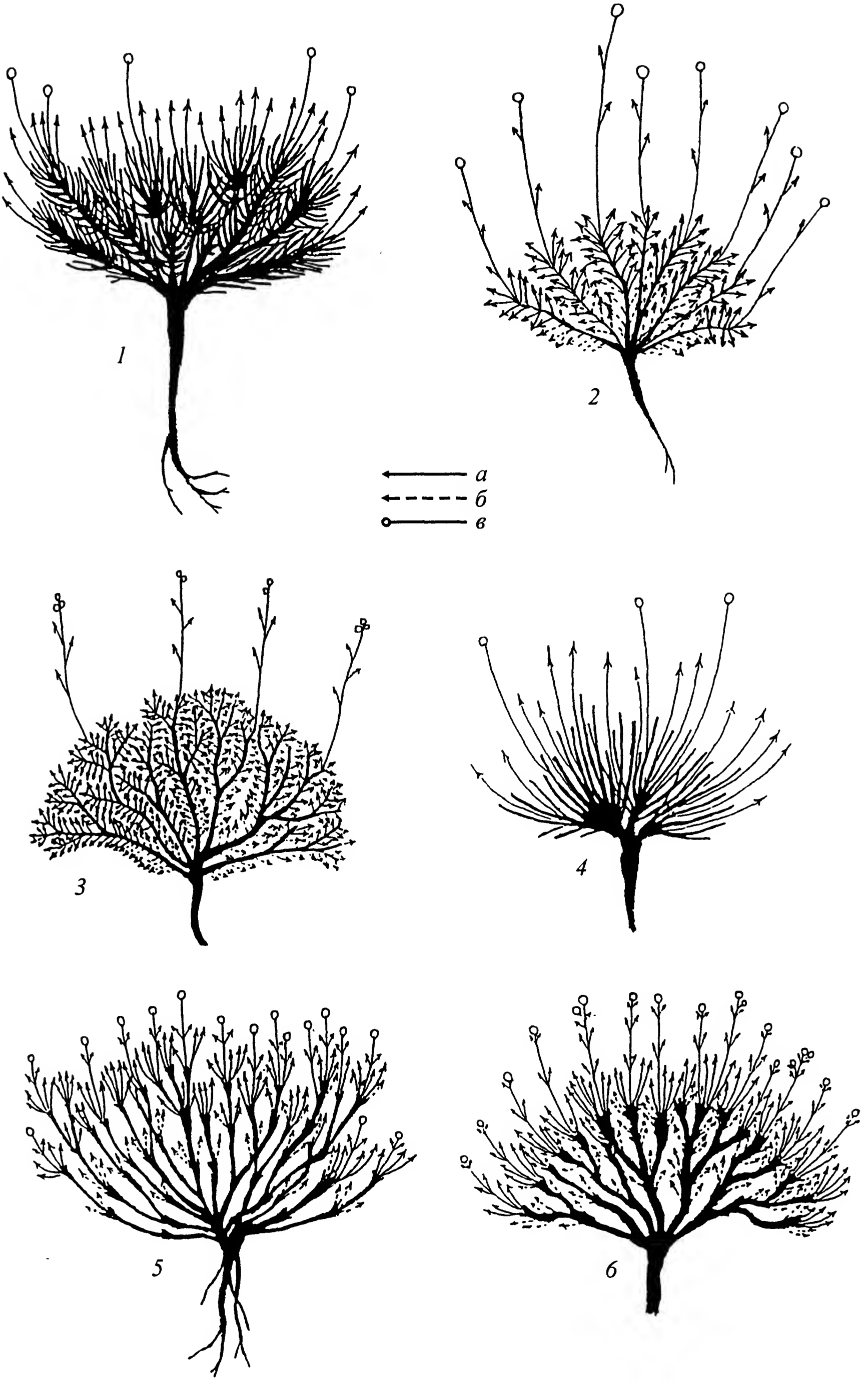


Рис. 2. Морфологические типы подушковидных растений Юго-Восточного Алтая.

1 — Rhodiola-тип (*Paraquilegia anemonoides*); *2, 3* — Eritrichum-тип: *Saxifraga androsacea* (2), *Eritrichium pulviniforme* (*3*); *4* — Ferulopsis-тип (*Ferulopsis hystrix*), *5* — Minuartia-тип (*Minuartia arctica*), *6* — Silene turgida-тип (*Eremogone formosa*). *а* — листья, *б* — отмершие листья, *в* — цветки.

части» подушки, а в основном за счет их компактного расположения и огромного количества мелких листьев, заполняющих промежутки между ними.

2. По-другому происходит формирование подушки *Ferulopsis hystrix* (Bunge) Pimenov — Ferulopsis-тип (рис. 2). У этого растения опорной основой подушки являются листья, отходящие от укороченных побегов. В этом случае зимующие листовые почки находятся у основания листьев (ближе к проксимальной части побега) растения, черешки которых в конце периода вегетации одревесневают и остаются на растении в течение ряда лет, образуя плотную розетку. Новые листья растут между прошлогодними черешками, некоторое время находясь под их защитой. Внутри подобной структуры обычно накапливается субстрат, состоящий из растительного опада и занесенных ветром частиц пыли и песка, в результате чего создаются довольно плотные подушки.

3. Среди подушковидных растений имеются растения, в формировании плотной структуры которых также большую роль играют одревесневшие черешки (рахисы) прошлогодних листьев или годичные побеги, остающиеся на растении. В этом случае они располагаются на побегах ниже почек возобновления. Между рахисами (*Paraquilegia anemonoides* (Willd.) Ulbr. (рис. 2)) и годичными побегами (*Rhodiola coccinea* (Royle) Boriss.) в таких растениях так же обычно накапливается субстрат, состоящий из отмерших частей растения и занесенного извне материала. Такой тип морфологической структуры мы выделяем как Rhodiola-тип.

4. Сходный тип морфологической структуры, в формировании которой принимают участие одревесневшие рахисы листьев, создающие колючую поверхность подушки, имеют *Oxytropis tragacanthoides* Fisch., *O. polyphylla* Ledeb., выделяемый как Oxytropis tragacanthoides-тип (см. рис. 4, *а*). Такие растения, которые К. В. Станюкович (1949) называет «воздушными подушками», формируют облик сообществ ксерофитных колючеподушечников Юго-Восточного Алтая. На ранних стадиях развития эти растения можно отнести к Rhodiola-типу, как и другое колючее растение, обычно не достигающее в своем развитии стадии «воздушных» подушек — *Oxytropis kossinskyi* B. Fedtsch. et Basil. Таким образом, Oxytropis tragacanthoides-тип у подушковидных растений можно рассматривать как дальнейшее (онтогенетическое) развитие R-типа, которое свойственно не всем растениям с подобной морфологической структурой.

5. Некоторые подушковидные растения имеют строение, напоминающее строение полушаровидных кустарников или кустарничков, но с более плотной структурой, создаваемой компактно расположенными побегами, формирующими сомкнутую фотосинтезирующую поверхность. Внутри подобных подушек накапливаются отмершие листья и побеги, образующие субстрат, цементируемый материалом, занесенным ветром извне. Такое строение в Юго-Восточном Алтае иногда имеют *Dendranthema sinuatum* (Ledeb.) Tzvel., некоторые виды рода *Minuartia* L. (рис. 2). Этот тип строения мы выделяем как Minuartia-тип. Такие растения имеют переходный характер от шаровидных кустарников и кустарничков к следующему типу подушковидных растений.

6. Наибольшего совершенства подушковидная структура достигает у группы растений, которую можно назвать типичными подушковидными растениями. Для этих растений характерно четкое разделение 2 зон — зоны, заполненные субстратом, и зоны, где располагаются фотосинтезирующие и генеративные органы, причем обычно первая превышает по диаметру вторую. Система побегов у таких растений имеет специфический радиально-ветвистый характер нарастания с акротонным усилением, в результате чего формируется более или менее плотная полусферическая поверхность. Именно такая структура характерна для растений *Oxytropis trichophysa* (рис. 1), *Eremogone formosa* (Fisch. ex Ser.) Fenzl. (рис. 2), *Silene turgida* (рис. 4, *б*), *Potentilla biflora*, которые мы относим к Silene turgida-типу. Поверхность таких растений формируется плотно расположенными розетками миниатюрных листьев, формирующими довольно ровную поверхность. Иногда размеры листьев могут существенно варьировать (рис. 3). Silene turgida-тип подушек по строению скелетной

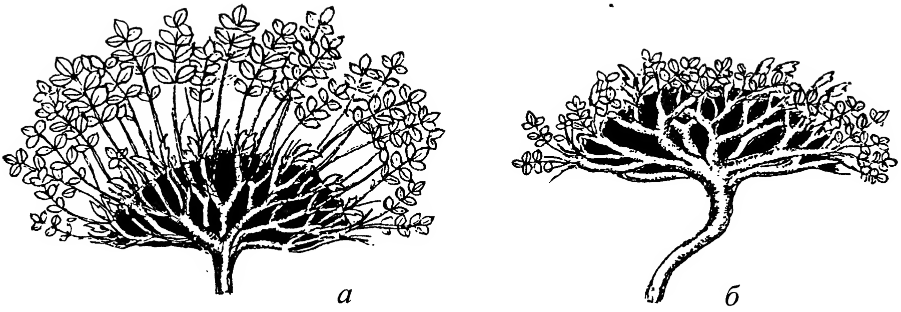


Рис. 3. Морфологическая изменчивость *Astragalus testiculatus* (*а, б*).

системы побегов весьма близок к Oxytropis tragacanthoides-типу (рис. 4), отличаясь от него прежде всего характером поверхности подушек. У Oxytropis tragacanthoides-типа поверхность подушки защищена довольно плотно расположенными колючками — одревесневшими рахисами листьев, кроме того, подушки Silene turgida-типа не имеют ярко выраженной воздушной зоны под фотосинтезирующим поверхностным слоем (рис. 4), так как скорость роста их побегов обычно значительно ниже, чем у подушек Oxytropis tragacanthoides-типа, в результате чего скорость накопления субстрата в подушке сопоставима со скоростью их роста.

Таким образом, при выделении типов ПР на территории Юго-Восточного Алтая, были использованы специфические комплексы признаков, характеризующие строение этих растений. В основу выделения признаков положен принцип аналогии, позволяющий выделять сходные особенности строения растений вне зависимости от их происхождения (рахисы и годичные побеги у ПР Rhodiola-типа). Конвергентно сходные структуры, возникшие из различных органов, в систематически обособленных группах цветковых растений отражают общие тенденции приспособительной эволюции растений, ярким примером чему являются ПР Юго-Восточного Алтая.

На территории Юго-Восточного Алтая выявлено 54 вида ПР, относящихся к 14 семействам и 28 родам, из них 24 вида отнесены к криофитным и 30 видов к ксерофитным подушковидным растениям. В процентном отношении соотношение выделенных морфологических типов среди подушковидных растений Юго-Восточного Алтая выглядит следующим образом. Среди ПР преобладают растения с Silene turgida-типом строения (48 %), из них криофитных — 10 видов, ксерофитных — 16. Доля подушковидных растений Eritrichum-типа составляет 17 % (криофитных — 6, ксерофитных — 3 вида), Rhodiola-типа — 15 (6 и 2 вида соответственно), Minuartia-типа — 13 (2 и 5 видов соответственно), Oxytropis tragacanthoides-типа и Ferulopsis-типа — по 4 % (по 2 вида ксерофитных ПР). При морфологическом анализе криофитных и ксерофитных ПР Юго-Восточного Алтая выяснилось, что Silene turgida-, Eritrichium-, Minuartia-, Rhodiola-типы строения характерны для обеих групп растений, Ferulopsis- и Oxytropis tragacanthoides-типы являются специфическими для ксерофитных ПР. Это обусловлено экологическими особенностями местообитаний горно-степного пояса. Рыхлое строение подушки здесь оказывается более выгодным для растения, чем компактное, так как в условиях летней засухи и сильной инсоляции снижается опасность перегрева ее поверхности. Подобную защиту от перегрева, вероятно, выполняют зеленые листья, отрастающие в вегетационный период и образующие фотосинтезирующую поверхность, отстоящую от многолетнего подушковидного основания растения (*Astragalus hypogaeus* Ledeb., *A. testiculatus* Pall.). Размеры фотосинтезирующего, ежегодно отмирающего слоя могут существенно варьировать в зависимости от типа местообитания или характера вегетационного сезона (рис. 3). В результате этого растения могут адекватно реагировать на особенности среды обитания, создавая большую фотосинтезирующую поверхность в более

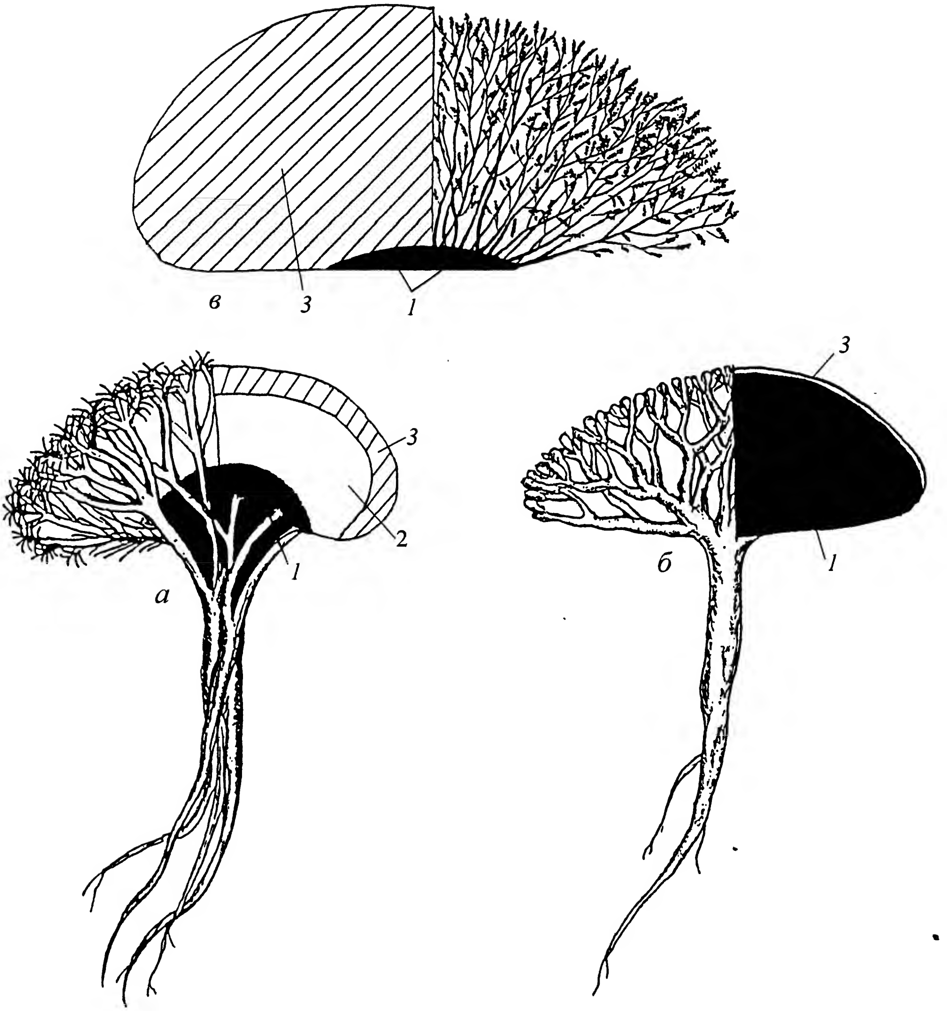


Рис. 4. Соотношение зон внутри некоторых растений Юго-Восточного Алтая.

а — *Oxytropis tragacanthoides*, *б* — *Silene turgida*, *в* — *Caragana bungei*. *1* — зона, заполненная органо-минеральным субстратом; *2* — воздушная зона, *3* — фотосинтезирующий слой.

благоприятных условиях и небольшой зеленый слой на поверхности подушки в менее благоприятных. Пластичность ПР, способных противостоять давлению крайне неблагоприятных факторов внешней среды, подчеркивается А. П. Хохряковым (1994). Данная особенность послужила основой для выделения среди ПР Юго-Восточного Алтая групп облигатных и факультативных ПР. Если первые в генеративной фазе развития практически всегда встречаются в виде подушек, то вторые в зависимости от типа местообитания, определяющего особенности их развития, встречаются и в виде других ЖФ.

Для подушковидной ЖФ характерен комплекс морфологических особенностей, которые можно выявить в ходе онтогенеза типичного ПР (Серебряков, 1962), либо при сравнении ПР и других ЖФ.

В результате исследования были выявлены общие черты и особенности ПР Юго-Восточного Алтая и сделана попытка использования их в качестве дополнительной морфологической характеристики выделенных типов ПР.

1. Происходит перемещение фотосинтетически активных органов на периферию. При этом: а) фотосинтезирующие органы могут составлять бо́льшую часть надземного объема растения (шаровидный кустарник *Caragana bungei* Ledeb (рис. 4)); б) фотосинтезирующие органы обычно занимают не более половины диаметра подушки (*Oxytropis tragacanthoides* (рис. 4), *Rhodiola coccinea*); в) фотосинтезирующие органы занимают тонкий поверхностный слой подушки (*Silene turgida*) (рис. 4), *Potentilla biflora*.

Внутри тела подушковидного растения выделяются 3 зоны, отличающиеся по физико-химическим свойствам и характеру биологических процессов. Нижняя зона, заполненная органо-минеральным субстратом (10—30 % от объема — шаровидные кустарники, 30—60 % — рыхлые и воздушные подушки, 60—90 % — плотные подушки), характеризуется утилизацией мертвых органических остатков и образованием почвоподобного субстрата. Наружный слой, состоящий из фотосинтезирующих органов, варьирует от 90 (шаровидные кустарники) до 5—10 % (плотные подушки) от объема занимаемого растением.

2. По характеру расположения генеративных органов можно выделить следующие типы ПР: а) генеративные органы располагаются на поверхности подушки (*Potentilla biflora*); б) генеративные органы поднимаются над поверхностью субстрата на неспециализированных фотосинтезирующих побегах (*Rhodiola coccinea*); в) генеративные органы поднимаются над поверхностью субстрата на специализированных побегах (*Silene turgida*).

Характер расположения генеративных органов, по-видимому, не только отражает общие эволюционные тенденции различных таксонов, к которым относятся подушковидные растения, но и несет адаптивную функцию.

В итоге описание ПР выглядит следующим образом: *Silene turgida* (рис. 4) — ксерофитное облигатное ПР Silene turgida-типа, фотосинтезирующие органы занимают тонкий поверхностный слой, имеют вид скученных многолетних побегов с розеткой миниатюрных листьев на конце, генеративные органы поднимаются над поверхностью подушки на специализированных (генеративных) побегах. Образует очень плотные ветвящиеся подушки (диаметр до 1.2 м, высота до 50 см), на 80—90 % заполненные субстратом. Корневище толстое, слабо ветвистое.

Предложенная классификация была принята как основа при описании ПР Юго-Восточного Алтая и может быть предложена как основа для классификации этих растений в других регионах, где встречается эта жизненная форма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А. Основы терминологии и понятия биоморфологии растений. М., 1993. 152 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Станюкович К. В. Растительный покров Восточного Памира. М., 1949.

Хохряков А. П. Активная, а не пассивная жизненная форма // Природа. 1994. № 6. С. 36—41.

Ellenberg H. Vegetation mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgard, 1986. 989 S.

Hauri H. Anabasis aretioides Mog. et Coss. — eine Polster pflanze der algerschen Sahara // Beih. Bot. Ctbl. 1912. Vol. 28. N 1.

Rauh W. Über polsterformigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der hoheren Pflanzen // Nova Acta Leopoldina. 1939. Bd 7. N 49. S. 289—462.

Reiche K. Über polster- und dekenformigwachsende Pflanzen // Verh. Wiss. Verz. Santjago, 1893. Bd 2. Hf 5—6.

Schröter C. Das Pflanzenleben der Alpen. Eine Schilderung der Hochgebirgsflora. Zürich, 1908.

SUMMARY

The epigeal shoot system morphology of 54 pulvinate plant species of the South-Eastern Altai was studied. Six types of the structure of pulvinate plants are recognized, their descriptions are given.

УДК 582.736(470.5)

Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 8

© **М. С. Князев, П. В. Куликов, Е. Г. Филиппов**

VICIA MULTICAULIS s. l. (*FABACEAE*) НА УРАЛЕ

M. S. KNYASEV, P. V. KULIKOV, E. G. PHILIPPOV.

VICIA MULTICAULIS s. l. (*FABACEAE*) IN THE URALS

Ботанический сад УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила 24.04.2001

Комплекс *Vicia* aggr. *multicaulis* представлен во флоре Урала 2 видами: южносибирским тетраплоидным (2n = 24) *V. nervata* известным из 2 пунктов на восточном макросклоне Южного Урала, и новым для науки диплоидным (2n = 12) видом *V. uralensis* sp. nov., произрастающим по известняковым обнажениям вдоль рек Северного и Среднего Урала и по ряду признаков, наиболее близким к алтае-саянскому высокогорно-степному *V. multicaulis* s. str.

Ключевые слова: *Vicia*, новый вид, Урал.

Vicia aggr. *multicaulis* Ledeb. представляет полиморфный и сложный в таксономическом отношении комплекс, распространенный преимущественно в Северной Азии, с центром разнообразия в горных районах Южной Сибири. Он неоднократно становился объектом таксономических исследований в 1960—1970-х гг. (Юрцев, 1965; Сипливинский, 1966; Станкевич, 1976). Монографическая обработка сибирских видов рода *Vicia* L., включая рассматриваемый комплекс, была выполнена О. Д. Никифоровой (1985, 1987, 1988, 1994). В результате этих исследований было показано, что *V.* aggr. *multicaulis* в Сибири представляет собой серию викарирующих рас, различающихся по экологической приуроченности и кариологическим признакам (*V. multicaulis* s. str., *V. macrantha* Jurtz., *V. olchonensis* (Peschkova) Nikiforova, *V. popovii* Nikiforova, *V. nervata* Sipl.). *V.* aggr. *multicaulis* s. str., описанный с Алтая, представляет собой диплоидную расу (2n = 12), распространенную по остепненным каменистым склонам в среднегорном поясе Алтае-Саянской горной страны на высотах 1000—1500 м над ур. м., изредка — до 500 м над ур. м. (Никифорова, 1988). В предгорьях и низкогорьях Южной Сибири этот вид замещается *V. nervata*, описанным с побережья Байкала (Сипливинский, 1966) и произрастающим в светлых лиственничных и сосновых лесах, по их опушкам, остепненным склонам, лесным лугам. *V. nervata* — гораздо более широко распространенный и обычный в Южной Сибири вид, обладающий бóльшим полиморфизмом, чем *V. multicaulis* s. str. В результате исследований Никифоровой (1988) у *V. nervata* были установлены тетраплоидное число хромосом (2n = 24) и значительные отличия от *V. multicaulis* по морфологии кариотипа. Различия между *V. multicaulis* s. str. и *V. nervata*, по мнению Никифоровой (1985, 1988), настолько существенны, что их следует относить к разным рядам (*Multicaules* Nikiforova и *Nervatae* Nikiforova соответственно).

Учитывая таксономическое разнообразие представителей комплекса *V.* aggr. *multicaulis* в Сибири, представляет интерес выяснение таксономического статуса растений данной группы в уральской части ареала, тем более, что этот вопрос совершенно обойден вниманием в работах Никифоровой. Уральские местонахождения *V.* aggr. *multicaulis*, связанные главным образом со скальными обнажениями по рекам Среднего и Северного Урала (реки Вишера, Тура, Сылва, Чусовая и др.), были обнаружены еще в XIX в. (Korshinsky, 1898; Сюзев, 1912). Так как на большей части равнинной территории Западной Сибири *V.* aggr. *multicaulis* отсутствует, реликтовый характер уральских местонахождений очевиден. И. М. Крашенинников (1937) и впоследствии П. Л. Горчаковский (1969) рассматривали *V. multicaulis* s. l. во флоре Урала как плейстоценовый реликт южносибирского происхождения, связанный со скальными и горно-степными местообитаниями. В связи с этим обращает на себя внимание то обстоятельство, что почти все местонахождения *V.* aggr. *multicaulis* на Урале приурочены к скалам вдоль рек таежной зоны, тогда как для других реликтовых видов аналогичного происхождения центром распространения в уральской части ареала является, как правило, полоса горной лесостепи восточного склона Южного Урала. *V. multicaulis* s. l. до сих пор лишь однажды был обнаружен на Южном Урале («хр. Крыкты на широте оз. Банного, каменистая степь на восточном склоне, 26 VII 1935, И. М. Крашенинников» — LE). В 2000 г. этот вид был найден нами на 150 км севернее — на границе Челябинской обл. с Республикой Башкортостан, вдоль р. Иремель[1] (левый приток р. Миасс) у д. Верхний Иремель. Изучение признаков *V.* aggr. *multicaulis* в средне- и южноуральских местонахождениях выявило ряд существенных отличий, указывающих на наличие в уральской части ареала двух видов данного комплекса.

Принимая во внимание гораздо более широкое распространение *V. nervata* в Южной Сибири по сравнению с *V. multicaulis* s. str. и приуроченность последнего вида к отсутствующим на Урале сообществам высокогорных степей, наиболее вероятной следовало бы считать принадлежность уральских растений к *V. nervata*. Предпринятое нами критическое изучение материала по *V.* aggr. *multicaulis* с Урала в ряде гербарных коллекций (LE, SVER, PERM), а также собственных находок, показало, что это предположение лишь отчасти соответствует действительности. Признаки растений, собранных И. М. Крашенинниковым и нами в полосе восточных предгорий Южного Урала, не выходят за пределы внутривидовой изменчивости *V. nervata* (довольно значительной), отмечаемой в основной сибирской части ареала. Кариологическое исследование собранных нами образцов *V. nervata* («Челябинская обл., 20 км к юго-западу от г. Миасс, лугово-степной склон левого берега р. Иремель у д. Верх. Иремель, 1 VIII 2000, П. Куликов»; «левый берег р. Иремель в 2.5 км выше д. Верх. Иремель, остепненный каменистый склон, 1 VIII 2000, он же») показало, что они являются тетраплоидами (2n = 24) и по числу хромосом также не отличаются от сибирских растений. Таким образом, *V. nervata* впервые приводится нами для Урала; этот вид является также новым для флоры европейской части России и Европы в целом (среди известных в настоящее время местонахождений одно — на хребте Крыкты — находится в Европе, а местонахождение по р. Иремель — в нескольких километрах к востоку от границы Европы и Азии).

V. nervata на Южном Урале приурочен к местам распространения некоторых метаморфических и изверженных пород, в том числе яшмоидов и туфов. Он произрастает по опушкам сосновых и березово-лиственнично-сосновых лесов, по остепненным травянистым и каменистым склонам совместно с такими характерными для горной лесостепи Южного Урала видами, как *Sedum hybridum* L., *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb., *Allium rubens* Schrad. ex Willd., *Aster alpinus* L., *Lupinaster pentaphyllus* Moench, *Thalictrum foetidum* L., *Veronica spicata* L. s. l., *Artemisia armeniaca* Lam., *A. sericea* Web., *Potentilla longifolia* Willd. ex Schlecht., *P. pensylvanica* L. и др. Несомненно, *V. nervata* является во флоре Урала типичным представителем «плейстоценового флористического комплекса» в смысле Крашенинникова (1937). Отсутствие значительных морфологических и кариологических отличий уральских экземпляров этого вида от южносибирских позволяет предположить, что проникновение его на Урал произошло относительно недавно (вероятно, в конце плейстоцена—начале голоцена). Сходный возраст уральских популяций *V. multicaulis* s. l. предполагался Горчаковским (1969).

Растения *V.* aggr. *multicaulis* со Среднего и Северного Урала имеют ряд морфологических отличий от *V. nervata* (как южноуральских, так и сибирских экземпляров) и более сходны с *V. multicaulis* s. str. (рис. 1). Кариологическое исследование образцов из среднеуральских местонахождений («Свердловская обл., р. Чусовая, скала Камень Переволочный, 15 VII 2000, М. Князев»; «Свердловская обл., р. Реж, известняковые скалы по правому берегу ниже с. Липино, 29 VII 2000, он же») показало наличие у них диплоидного числа хромосом (2n = 12). Кроме того, эти растения

---

[1] Не смешивать с одноименным горным массивом, находящимся в Белорецком р-не Башкирии, на западном макросклоне Южного Урала.

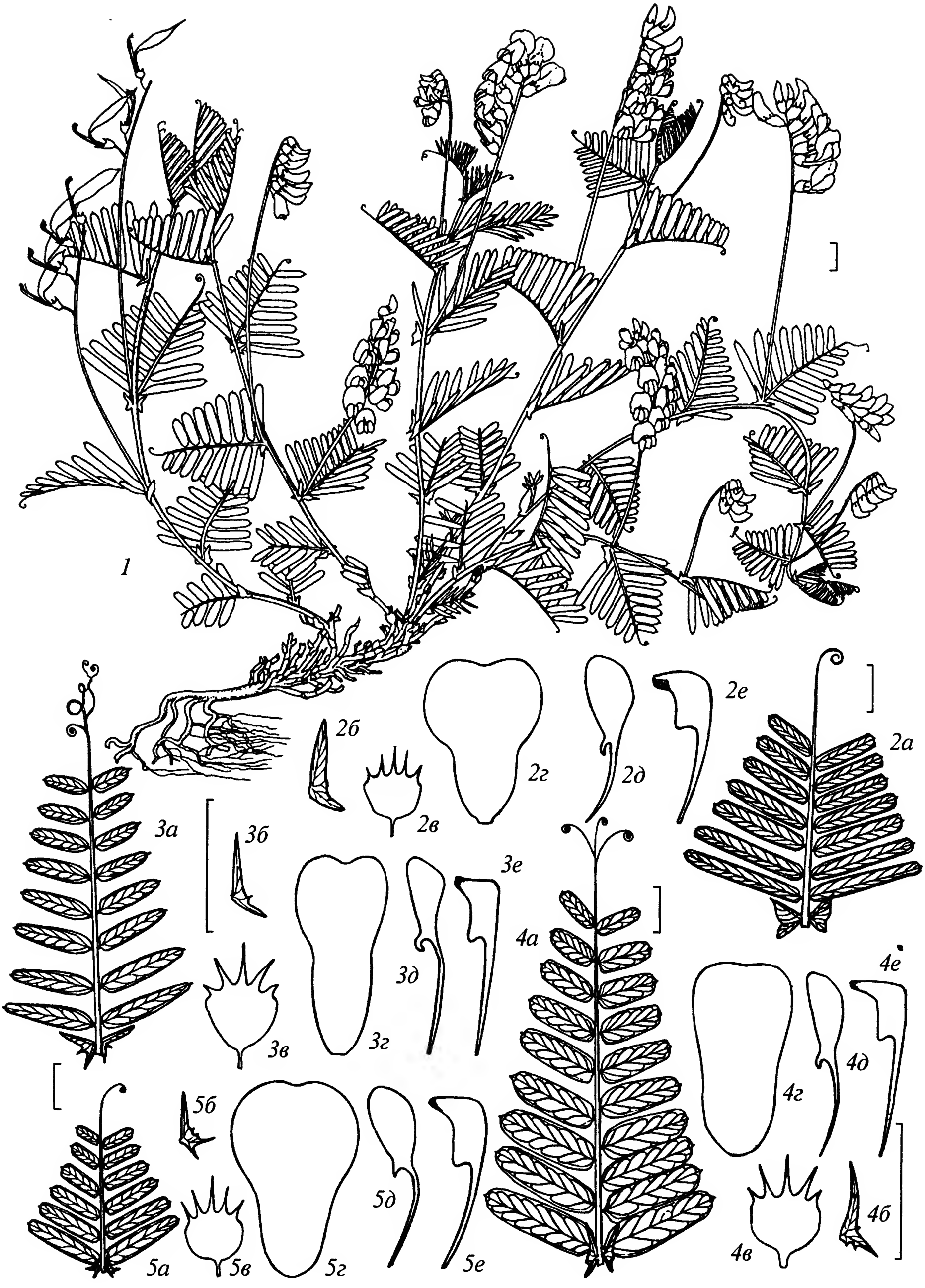


Рис. 1.

1, 2 — *Vicia uralensis; 3, 4* — *V. nervata* (*3* — по южноуральскому экземпляру: «Челябинская обл., 20 км к юго-западу от г. Миасс, р. Иремель, лесной луг на склоне у края сосняка, 16 VI 2000, П. Куликов», LE, SVER; *4* — по голотипу: «Бурятия, оз. Байкал, п-ов Св. Нос, северная гряда гольцов, каменистый склон у предела соснового леса, 30 VI 1962, В. Сипливинский, Л. Лагутская», LE); *5* — *V. multicaulis* s. str. (по голотипу: «In montosis et subalpinis apricis. L[edebour], B[unge]», LE). *1* — общий вид; *2а, 3а, 4а, 5а* — средний лист; *2б, 3б, 4б, 5б* — прилистник среднего листа; *2в, 3в, 4в, 5в* — чашечка; *2г, 3г, 4г, 5г* — флаг; *2д, 3д, 4д, 5д* — крыло; *2е, 3е, 4е, 5е* — лодочка. Масштабная линейка — 1 см.

существенно отличаются от *V. nervata* и по характеру местообитаний, так как произрастают исключительно на известняках, преимущественно по карнизам и отвесным стенкам скал вдоль рек южной части таежной зоны. Более внимательное сравнение образцов из этого района с сибирскими расами *V.* aggr. *multicaulis* из коллекции Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE) показало, что уральские растения отличаются по ряду морфологических признаков как от типичного *V. multicaulis* s. str. (с Алтая и из Тувы), так и от других родственных рас этого цикла. По нашему мнению, растения *V.* aggr. *multicaulis*, произрастающие по скалам вдоль рек Среднего и Северного Урала, относятся к самостоятельному эндемичному виду, отличия которого от других представителей данного комплекса не менее значительны, чем различия сибирских видов этой группы между собой.

Vicia uralensis Knjasev, Kulikov et Philippov sp. nov. (sect. *Cassubicae* Radzhi subsect. *Sibiricae* Nikiforova ser. *Multicaules* Nikiforova). — *V. multicaulis* auct. non Ledeb.: Korsh., 1898, Tent. Fl. Ross. Or.: 121; Сюзев, 1912, Консп. фл. Урала: 121; Крыл., 1933, Фл. Зап. Сиб. 7 : 1791, p. p., quoad pl. ural.; Говорухин, 1937, Фл. Урала: 358; Б. Федч., 1948, Фл. СССР, 13 : 443, p. p., quoad pl. ural.; P. W. Ball, 1968, Fl. Europ. 2 : 132, p. p. max. excl. pl. austroural.; Горчаковский, 1969, Осн. пробл. историч. фитогеогр. Урала: 230, p. p. max. excl. pl. austroural.; Цвел., 1987, Фл. европ. части СССР, 6 : 135, p. p. max. excl. pl. austroural.; Yakovlev et al., 1996, Legum. North. Euras.: 567, p. p., quoad pl. ural., excl. pl. austroural.

Planta perennis; rhizoma crassum; caules 12—35 cm alt. numerosi, caespitem densum formantes, ± arcuatim ascedentes, sat frequenter prostrati, rarius subrecti. Folia media (maxime evoluta) 4—9 (frequentius 7—8)-juga, cirrho simplici raro bifurcato terminata, foliolis nervis prominentibus, utrinque pilosis vel supra glabris, oblongis, lineari-lanceolatis, infimis maxime evolutis, longitudine dimidium rachidis superantibus, 17—30 mm lg., 2.3—5.5 (6.5) mm lt., apice ± rotundatis, breviter acuminatis. Folia infera 2—4-juga, acumine 2—4 mm lg. terminata, 3—5 infima ad stipulas vel squamas reducta. Stipulae inferae oblique ovatae, mediae semisagittatae, 1.5—4 mm lt., integerrimae rarius denticulis 1 (2) praeditae, superiorae in lacinias duas tenues, L-formes dissecantibus. Scapi foliis suis longiores. Racemi maxime evoluti (infimi) 4—14 (saepius 8—9)-flori, modice densi, ± secundi. Flores roseo-violacei, lilacini. Vexillum obovatum, apice haud profunde emarginatum, 12—17 mm lg., 8—10 mm lt. (1.5-plo longius quam latum), basi in unguem 6—7 mm lg., 5—6 mm. lt. abrupte attenuatum. Alae vexillo subaequilongae, lamina oblique oblongo-obovata, 4—5 mm lt., ungue tenui breviore. Carina vexillo 2—3 mm brevior, lamina late rectangulo-falcata, 5—6.5 mm lt., ungui aequilonga. Legumina 18—22 mm lg., 5—7 mm lt., late rostrata, basi in stipitem 3—4 mm lg. geniculatum (sub angulo rectiusculo sursum curvatum) angustata. Semina brunnea vel griseola vix aspersa. Hilum quintamsextam partem peripheriae occupans. Fl. 2/3V—VI. 2n = 12. Fig. 1, *1*, *2*.

Typus. Reg. Sverdlovsk, fl. Tura inter oppida Nizhnjaja Tura et Wjerchoturje, in rupibus calcareis ripae sinistrae Kamenj Dwojnik 7 km adverso flumine a via Sverdlovsk — Serov, 28 V 1983, M. Knjasev (LE).

Affinitas. A *V. multicauli* Ledeb. s. str. proxima racemo multifloro (saepius 8—9 nec 4—7-floro), floribus minoribus, 12—17 mm, plerumque 15 mm lg. (nec 16—22 mm lg.), foliis maxime evolutis (6) 7—9-jugis (nec 4—6-jugis), 3.5—6 cm lg. (nec 2.5—4 cm lg.), foliolis longioribus (maxime evolutis plerumque 20—30 mm lg., nec 8—20 mm lg.), stipulis plerumque laevimarginatis (nec dentatibus 1—4) differt. A *V. nervata* Sipl. vexillo latiore, 8—10 mm lt. (sesquilongiore quam lato) nec 6—7.5 mm lt. (duplo longiore quam lato), foliolis magis crebre dispositis (foliolis infimis longitudine rachidis sesquiplo-duplo nec duplo-triplo brevioribus), cirro saepe simplici nec ramoso, caulibus ± falcatis non raro prostratis (nec ± rectis), numerosis, caespites formantibus (nec 1—3, ± distantibus) en numero chromosomatum (2n = 12 nec 24) discrepat.

Area geographica Ural Medius et Septentrionalis. Fig. 2, *1*.

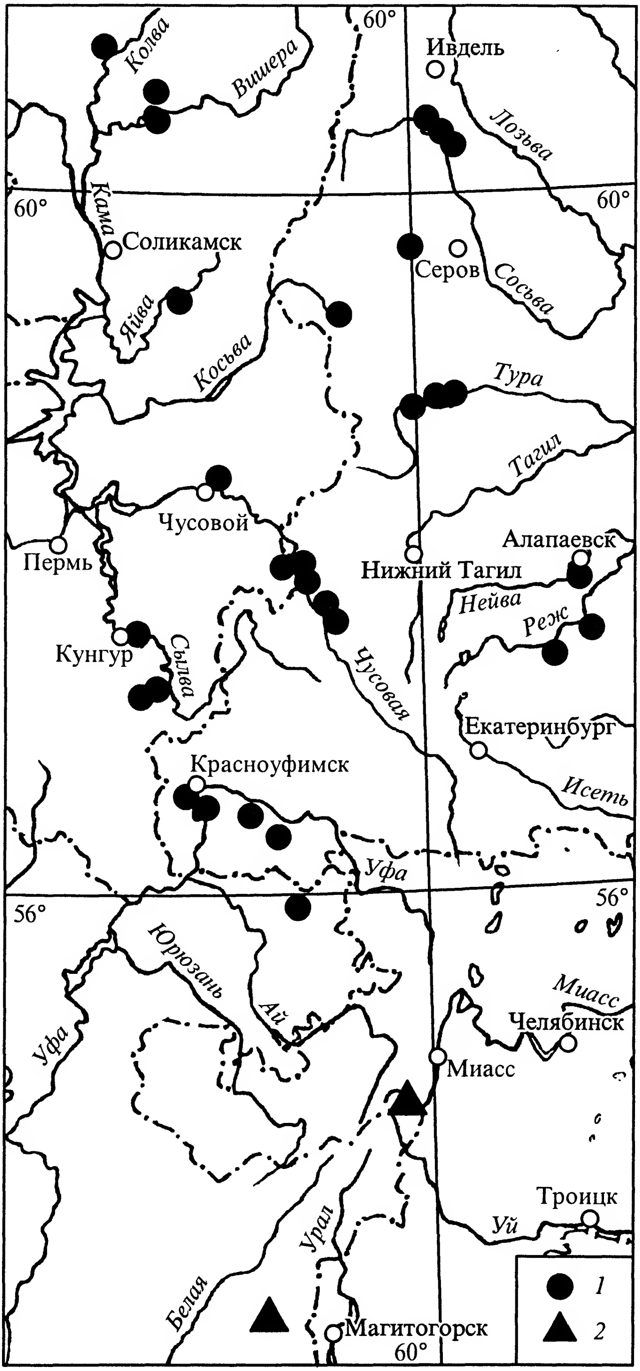


Рис. 2. Распространение представителей комплекса *Vicia* aggr. *multicaulis* на Урале.

1 — V. uralensis; 2 — V. nervata.

Многолетнее растение; корневище толстое; стебли 12—35 см выс., многочисленные, образуют густую дерновинку, более или менее дуговидно изогнутые, приподнимающиеся, довольно часто распростертые, реже почти прямые. Средние листья (наиболее развитые) с 4—9 (чаще 7—8) парами листочков, оканчиваются простым, редко вильчатым усиком; листочки с резко выделяющимися жилками, с обеих сторон опушенные или сверху голые, продолговатые, линейно-ланцетные, самые нижние превышают S длины оси листа, 17—30 мм дл., 2.3—5.5 (6.5) мм шир., на верхушке более или менее закругленные, с коротким остроконечием. Нижние листья 2—4-парные, оканчиваются осью 2—4 мм дл., самые нижние 3—5 листьев редуцированы до прилистников или чешуй. Нижние прилистники косо-яйцевидные, средние полукопьевидные, цельнокрайные, реже с 1 (2) зубчиком, 1.5—4 мм шир., верхние рассечены на 2 тонкие, Г-образно расходящиеся доли. Цветоносы превышают листья, из пазухи которых выходят. Наиболее развитые кисти (нижние) 4—14 (чаще 8—9)-цветковые, умеренно густые, более или менее однобокие. Цветки розово-фиолетовые, лиловые. Флаг обратно-яйцевидный, на верхушке неглубоко выемчатый, 12—17 мм дл., 8—11 мм шир. (с длиной, в 1.5 раза превышающей ширину), при основании внезапно сужен в ноготок 6—7 мм дл., 5—6 мм шир. Крылья примерно равны флагу, с пластинкой скошенно продолговато-обратно-яйцевидной, 4—5 мм шир., короче тонкого ноготка. Лодочка короче флага на 2—3 мм, с пластинкой широко серповидно-прямоугольной, 5—6.5 мм шир., равной ноготку. Бобы 18—22 мм дл., 5—7 мм шир., с широким носиком, в основании сужены в ножку 3—4 мм дл., согнутую кверху под прямым углом. Семена коричневые или сероватые, слегка крапчатые. Рубчик составляет 1/5—1/6 окружности семени. Цв. 2/3V—VI. 2n = 12 (рис. 1, *1*, *2*).

Тип: Свердловская обл., р. Тура между городами Нижняя Тура и Верхотурье, известняковый левобережный утес Камень Двойник, около 7 км выше шоссе Свердловск—Серов (около 3 км выше скал Камень Дыроватый), 28 V 1983, М. Князев (LE).

Родство. От наиболее близкого вида *V. multicaulis* s. str. отличается более многоцветковыми соцветиями (чаще 8—9, а не 4—7-цветковыми), более мелкими цветками, 12—17 мм дл., обычно 15 мм дл. (а не 16—22 мм дл.), наиболее развитыми листьями с (6) 7—9 парами листочков (а не 4—6-парными), 3.5—6 см дл. (а не 2.5—4 см дл.), более длинными листочками (наиболее развитыми обычно 20—30 мм дл., а не 8—20 мм дл.), обычно цельнокрайными прилистниками (а не с 1—4 зубчиками). От *V. nervata* отличается более широким флагом 8—11 мм шир. (с длиной, в 1.5 раза превышающей ширину), а не 6—7.5 мм шир. (с длиной, в 2 раза превышающей ширину), более густо расположенными листочками (нижний листочек обычно в 1.5—2, а не в 2—3 раза короче длины оси листа), обычно простым (а не разветвленным) усиком, многочисленными стеблями, образующими дерновинку, восходящими, нередко полегающими (а не в числе 1—3, более или менее расставленными и почти прямыми), а также числом хромосом (2n = 12, а не 24).

Распространение. Средний и Северный Урал (рис. 2, *1*).

V. uralensis, произрастая исключительно по отвесным стенкам и верхним карнизам скальных обнажений, входит в состав реликтовых растительных сообществ, которые по экологическим особенностям можно охарактеризовать как криоксерофитные, так как в них растения подвержены, с одной стороны, значительному иссушению и перегреву в летний период, с другой — приспособлены к бесснежной зимовке и устойчивы к возвратным заморозкам в начале вегетации. Поскольку максимальное развитие криоксерофитных растительных сообществ имело место в некоторые периоды плейстоцена, то *V. uralensis* может рассматриваться как более древний элемент флоры Урала, чем *V. nervata*. Косвенно об относительно большем возрасте популяций этого вида, по сравнению с *V. nervata*, свидетельствуют также дизъюнктивный характер ареала *V. uralensis* (рис. 2) и наличие морфологических отличий от сибирских представителей данной группы, указывающих на более далеко зашедшую дивергенцию, приведшую к формированию эндемичной расы. Кроме того, диплоидные представители комплекса *V.* aggr. *multicaulis*, к которым относится и наш вид, должны рассматриваться как более примитивные по отношению к более широко распространенным тетраплоидным расам (в частности, *V. nervata*). Диплоидные представители данного комплекса в настоящее время имеют крайне ограниченное и резко дизъюнктивное распространение — *Vicia multicaulis* s. str. (Алтай и Саяны), *V. popovii* (Даурия, Приамурье, Маньчжурия) и *V. uralensis* (Средний и отчасти Северный Урал). Очевидно, их современное распространение, связанное с азональными, преимущественно криоксерофитными сообществами, является остатком более обширного ареала *V.* aggr. *multicaulis*, имевшего место, по-видимому, в один из криоксерических периодов плейстоцена. По нашему мнению, предковым для *V. uralensis* мог быть экологически и морфологически наиболее близкий горно-степной вид *V. multicaulis* s. str. или, вероятнее, анцестор всего комплекса *V.* aggr. *multicaulis*. Район исходного распространения предкового вида находился, видимо, в горах Южной Сибири, где в настоящее время отмечается максимальное разнообразие этой группы горошков. Расселение из Южной Сибири на периферию общего ареала комплекса (в Якутию, на Урал, на Дальний Восток) началось еще до дифференциации *V.* aggr. *multicaulis* или на ее начальных этапах и привело к формированию ряда локальных рас, распространение которых в современной биогеоценотической обстановке имеет реликтовый характер.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49161).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 286 с. (Тр. Института экологии растений и животных УФ АН СССР. Вып. 66).

Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Сов. ботаника. 1937. № 4. С. 16—45.

Никифорова О. Д. Система рода *Vicia* (*Fabaceae*) в Сибири // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 5. С. 604—611.

Никифорова О. Д. О виде *Vicia multicaulis* Ledeb. sensu lato (*Fabaceae*) // Новости систематики высших растений. Л., 1987. Т. 24. С. 141—148.

Никифорова О. Д. Дикорастущие вики Сибири. Новосибирск, 1988. 137 с.

Никифорова О. Д. Vicia L. — Вика, горошек // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 171—184.

Сипливинский В. Н. Флористические находки в северо-восточном Прибайкалье // Новости систематики высших растений. Л., 1966. Т. 3. С. 272—291.

Станкевич А. К. Vicia multicaulis Ledeb. и близкие виды // Новости систематики высших растений. Л., 1976. Т. 13. С. 206—209.

Сюзев П. В. Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии. М., 1912. 206 с. (Материалы к познанию флоры и фауны Российской империи. Вып. 7).

Юрцев Б. А. Новые растения из восточной Якутии // Новости систематики высших растений. Л., 1965. Т. 2. С. 307—322.

Korshinsky S. I. Tentamen Florae Rossiae orientalis id est provinciarum Kazan, Wiatka, Perm, Ufa, Orenburg, Samara partis borealis atque Simbirsk // Зап. Акад. наук. Физ.-мат. отд. Сер. 8. 1898. Т. 7. № 1. С. 1—566.

SUMMARY

Vicia aggr. *multicaulis* complex is represented in the Urals by 2 species: a South Siberian tetraploid ($2n = 24$) *V. nervata* and a new endemic species *V. uralensis* sp. nov. The former is reported for the first time for the flora of the Urals and Europe on the whole, known from 2 localities at the eastern slope of the South Urals. The latter is a diploid ($2n = 12$), grows on calcareous rocks along rivers in the North and Middle Urals and is more closely related to *V. multicaulis* s. str. from South Siberian highland steppes.

УДК 581.9(470.3) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 8

© О. И. Козловская

ФЛОРА ШЕКСНИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ) И ЕЕ ДИНАМИКА

O. I. KOZLOVSKAYA. FLORA OF SHEKSNA RESERVOIR
(VOLOGDA REGION) AND ITS DYNAMICS

Институт биологии внутренних вод РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail:olgak@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила 27.03.2001

Дана подробная характеристика флоры макрофитов Шекснинского водохранилища. Приведен анализ ее таксономической, экологической и ареологической структур. Исследованы процессы изменения различных флористических структур за период существования водохранилища. Представлен сравнительный анализ флор Шекснинского водохранилища и водохранилищ Волжского и Днепровского каскадов, а также ряда естественных водоемов.

Ключевые слова: флора, макрофиты, Шекснинское водохранилище.

Создание водохранилищ вызывает затопление поймы и гибель ее растительности. Одновременно возникает мелководная, частично осушаемая зона, где происходит становление нового растительного покрова. Формирование флоры водохранилища осуществляется за счет переживших затопление и привнесенных диаспóр и протекает под влиянием комплекса сложившихся на водоеме естественных и антропогенных условий. Поэтому как в систематическом, так и в экологическом отношении она отличается от флоры естественных водоемов данной области.

Флора Шекснинского водохранилища впервые исследовалась в 1969 г. — на 5-м году существования водоема (Экзерцев, Белавская, 1975). При рекогносцировочном обследовании в зоне затопления был отмечен 91 вид высших травянистых растений, относящихся к 33 семействам. В приведенном исследователями списке 35 растений являлись гигрофитами, 28 — гелофитами, 21 — гидрофитами и 7 — мезофитами. Следующее флористическое обследование литорали водохранилища было проведено в 1976—1977 гг. В. И. Артеменко. В результате к ранее опубликованному списку флоры Шекснинского водохранилища было добавлено 48 видов. Согласно Артеменко (1979), процесс формирования флоры на момент ее исследования еще продолжался, поэтому наряду с типичными водными растениями в литорали водохранилища встречались мезофильные виды.

Спустя еще 10 лет флористические исследования были проведены А. Н. Красновой (1988). Обобщение результатов своих исследований и литературных данных, включая материалы И. М. Распопова (1985) по флоре Белого озера, позволило ей отнести к флоре водохранилища 165 видов растений из 44 семейств. В экологическом составе флоры преобладали гигрофиты — 70 видов, на втором месте были мезофиты — 41 вид, далее следовали воздушно-водные растения — 30 видов и гидрофиты, насчитывающие 24 вида. Таким образом, за прошедшие 10 лет в составе флоры Шекснинского водохранилища появилось 26 новых видов.

Дальнейшее изучение флористического состава Шекснинского водохранилища было продолжено нами в 1995—1996 гг. Оно позволило существенно дополнить список видов и рассмотреть закономерности формирования флоры данного водоема.

Материал и методика

Шекснинское водохранилище расположено на юго-западе Вологодской области. Территория его бассейна находится в пределах полосы южной тайги. Водохранилище было образовано в 1964 г. в результате перекрытия плотиной русла р. Шексны в 55 км выше г. Череповца и включает в себя затопленные участки низовьев р. Ковжи, Белое озеро, а также затопленное русло и пойму р. Шексны от озера до Шекснинской ГЭС. Общая протяженность водохранилища составляет 262 км, площадь зеркала — 1665 км^2, наибольшая ширина водоема — 33 км и объем 6.5 км^3. Белое озеро занимает 76 % площади и 78 % объема всего водоема.

В 1994—1995 гг. нами было выполнено обследование флоры и растительности мелководий и прибрежий Шекснинского водохранилища. Изучение растительности проводилось по общепринятой методике (Белавская, 1975; Катанская, 1981). При составлении списка флоры, кроме собственных сборов, использованы материалы предыдущих исследований (Экзерцев, Белавская, 1970, 1975; Артеменко, 1979; Распопов, 1985; Краснова, 1988), также был критически просмотрен гербарий Института биологии внутренних вод (ИБВВ) РАН.

Коэффициент сходства рассчитывался по Соренсену (Шмидт, 1980), индекс разнообразия — по Шеннону, индекс эквитабельности — по Пиелу, индекс доминирования — по Симпсону (Песенко, 1982).

Результаты исследования

Таксономическая структура

Флору Шекснинского водохранилища слагают 222 вида растений из 54 семейств. Харовые водоросли имеют одного представителя — *Nitella mucronata* (A. Br.) Migull. Моховидных 11 видов из 8 семейств. Среди сосудистых растений по 1 виду в отделах плауновидных — *Isoëtes lacustris* L. и папоротниковидных — *Thelypteris palustris* Schott, 6 — хвощевидных. Покрытосеменные насчитывают 202 вида, которые относятся к 42 семействам, из них однодольных — 96 видов, относящихся к 14 семействам, и двудольных — 106 видов из 28 семейств. Гибридов и видов гибридного происхождения отмечено 18. Значительное участие однодольных является особенностью гидрофильных флор.

Водная флора в широком понимании, включающая собственно водные (гидрофиты) и прибрежно-водные растения (гелофиты и гигрогелофиты), насчитывает 98 видов из 34 семейств. Гидрофиты представлены 47 видами из 16 семейств. Прибрежную флору (гигрофиты, гигромезо- и мезофиты) слагают 124 вида из 30 семейств.

Более 50 % всего состава флоры (117 видов) входит в 8 ведущих семейств: *Cyperaceae* — 32 вида, *Poaceae* — 22, *Salicaceae* — 16, *Potamogetonaceae* — 15, *Polygonaceae* — 11, *Ranunculaceae* — 8, *Asteraceae* — 7, *Equisetaceae* — 6. Видовая насыщенность остальных семейств невысокая: 4 семейства насчитывают по 5 видов, 7 — по 4, остальные семейства представлены 1—3 видами. Средний коэффициент насыщенности семейств видами составляет 3.3. Семейства, объединяющие водные растения (*Hydrocharitaceae*, *Typhaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Nymphaeaceae*, *Haloragaceae*, *Callitrichaceae*, *Hippuridaceae*, *Menyanthaceae*, *Lentibulariaceae*), представлены в основном 1—3 видами, только *Potamogetonaceae* насчитывает 15 видов и *Lemnaceae* — 5.

Наибольшим видовым богатством обладает сем. *Cyperaceae*, представленное 32 видами (из которых 4 — гибридного происхождения), принадлежащими к 4 родам. Виды данного семейства обладают высокой экологической пластичностью и широко распространены на прибрежьях и мелководьях Шекснинского водохранилища. Среди них 3 доминанта: *Scirpus lacustris* L., *Carex acuta* L., *Carex aquatilis* Wahlenb.

На 2-м месте по видовому богатству находится сем. *Poaceae*, насчитывающее 22 вида из 12 родов. Среди видов данного семейства присутствуют такие доминанты-ценозообразователи, как *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link, *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert.

3-е место принадлежит сем. *Potamogetonaceae*, включающему 15 видов (из которых 3 имеют гибридное происхождение), принадлежащих к одному роду. Это наиболее богатое в видовом отношении семейство среди настоящих водных растений. Его высокий флористический вклад сочетается со значительной фитоценотической ролью относящихся к нему видов. Сообщества рдестов широко распространены на мелководьях водохранилища.

Большим видовым разнообразием обладает также сем. *Salicaceae*, представленное 16 видами (из которых 6 гибридов), принадлежащими к одному роду. Виды этого семейства широко распространены на территории водохранилища, часто присутствуют в сообществах прибрежно-водных растений, в основном они приурочены к сплавинам и затопленным берегам, где могут образовывать густые заросли.

Наибольшим видовым богатством отличаются роды: *Carex* — 23 вида, *Salix* — 16, *Potamogeton* — 15, *Rumex* — 7, *Equisetum* — 6, *Calamagrostis*, *Juncus* — по 5, *Lemna*, *Sparganium*, *Scirpus*, *Eleocharis*, *Persicaria* — по 4 вида, остальные роды представлены 1—3 видами. Наибольшая часть родов из данного списка (70 %) принадлежит к классу *Monocotyledones*. Из водных растений наибольшим числом видов обладают роды *Potamogeton*, *Lemna*, *Sparganium*.

Впервые на мелководьях и прибрежьях водохранилища отмечены *Equisetum arvense* L., *E. palustre* L., *E. variegatum* Schleich., *Thelypteris palustris*, *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Lemna gibba* L., *L. turionifera* Landolt, *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk., *Juncus compressus* Jacq., *Scirpus tabernaemontani* C. C. Gmel., *Carex × abortiva* Holmb., *C. cinerea* Poll., *C. elongata* L., *C. lasiocarpa* Ehrh., *Elatine hydropiper* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *M. sibiricum* Kom., *Callitriche cophocarpa* Sendtner, *Utricularia minor* L. и др.

Экологическая структура

Высшие водные растения характеризуются большим разнообразием экологических форм, что обусловливается нестабильностью водной среды. По степени приспособленности к условиям жизни в водной среде растения изучаемой флоры принадлежат к 5 экологическим группам, которые выделялись по В. М. Катанской (1981) с учетом работы В. Г. Папченкова (1985).

Некоторые водные растения имеют несколько экологических форм, например, плавающую и погруженную или плавающую и надводную. Такие растения отнесены к той группе, экологическая форма растения которой наиболее часто встречается на водохранилище. Так, *Phalaroides arundinacea* отнесен к группе гигрогелофитов.

Анализ экобиоморфологического состава показывает, что во флоре водохранилища господствуют травянистые поликарпные растения — 92 %, древесно-кустарниковые имеют только 8 %. Среди травянистых растений многолетники составляют 170 видов, а одно- и двулетние — 20 видов. Практически все настоящие водные растения являются многолетниками, среди одно-, двулетников их немного: *Callitriche palustris* L., *C. cophocarpa*, *Elatine hydropiper*. Однолетники представлены в основном гигрофитами, которые, как вкрапления, присутствуют в сообществах водных растений.

Среди всех экологических групп растений преобладают гигрофиты, насчитывающие 107 видов. 2-й по количеству является группа гидрофитов — 47 видов. 3-е место принадлежит гигрогелофитам — 35 видов. Количество гелофитов, гигромезо- и мезофитов почти одинаково и составляет — 16—17 видов (рис. 1).

Гидрофиты погруженные, свободноплавающие, с плавающими на поверхности воды листьями, гелофиты и гигрогелофиты образуют группу водных растений, а гигрофиты, гигромезо- и мезофиты — группу прибрежных растений, приспособленных к жизни в условиях избыточного увлажнения, которые растут по низким заливаемым берегам и не играют заметной роли в зарастании мелководной зоны. Среди семейств с наибольшим видовым богатством гидрофитным является только сем. *Potamogetonaceae*, такие же семейства, как *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Salicaceae*, состоят в основном из гигрофитов с участием гелофитов.

Гидрофиты насчитывают 47 видов (21.3 %) и представлены семействами *Potamogetonaceae*, *Lemnaceae*, *Nymphaeaceae*, *Utriculariaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Ranuncula-*

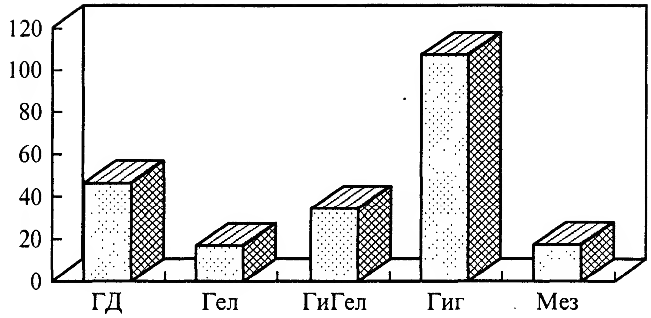


Рис. 1. Экологическая структура флоры Шекснинского водохранилища.

По оси абсцисс: ГД — гидрофиты, Гел — гелофиты, ГиГел — гигрогелофиты, Гиг — гигрофиты, Мез — гигромезо- и мезофиты. По оси ординат — число видов.

ceae, *Ceratophyllaceae*, *Elatinaceae*, *Haloragaceae*, *Callitrichaceae*, *Lentibulariaceae*. Среди видов данной группы много доминантов, играющих большую роль в сложении фитоценозов мелководий Шекснинского водохранилища.

Гелофиты, или воздушно-водные растения, насчитывают 16 видов (7.2 %) из таких семейств, как *Butomaceae*, *Alismataceae*, *Sparganiaceae*, *Typhaceae*, *Poaceae*, *Equisetaceae*. Видам данной группы принадлежит основная роль в сложении растительного покрова водохранилища, среди них много доминантов-ценозообразователей.

Гигрогелофиты представлены 35 видами (15.4 %) из следующих семейств: *Thelypteridaceae*, *Araceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Polygonaceae*, *Apiaceae* и др. Среди них многие являются доминантами: *Comarum palustre* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Calla palustris* L., *Thelypteris palustris*, *Cicuta virosa* L. Фитоценотическая роль видов данной группы не столь велика, как у первых двух групп, но достаточно заметна.

Гигрофиты, или растения, связанные с избыточно увлажненными местами обитания — наиболее многочисленная группа. Они насчитывают 107 видов (48.4 %) из семейств *Equisetaceae*, *Juncaginaceae*, *Juncaceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Polygonaceae*, *Rosaceae*, *Onagraceae*, *Primulaceae*, *Lamiaceae*, *Asteraceae* и др. Несмотря на большое видовое богатство, вклад, вносимый гигрофильной группой в формирование растительного покрова, невелик. Среди видов данной группы встречаются доминанты фитоценозов сырых берегов и обсыхающих мелководий, но большинство видов входит в сообщества воздушно-водных, плавающих или погруженных растений, расположенных на небольшой глубине.

Гигромезофиты и мезофиты — растения, приуроченные к влажным и нормально увлажненным местам обитания, включают всего 17 видов (7.7 %) из семейств *Equisetaceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*, *Caryophyllaceae*, *Primulaceae*, *Asteraceae*. Эти группы встречаются в небольших количествах в сообществах прибрежно-водных растений, растут по низким заливаемым берегам и существенной роли в зарастании мелководий не играют.

Между фитоценотипами и экотипами наблюдается следующая зависимость: больше всего доминантов оказывается в группе гидрофитов — 20 видов, на 2-м месте гелофиты, насчитывающие 13 доминантов, на 3-м — гигрогелофиты (11) и меньше всего доминантов среди гигрофитов — 6. Гигрофиты хоть и являются наиболее многочисленной группой, но обладают самой низкой фитоценотической ролью в сложении растительного покрова водохранилища. Гидрофиты, занимающие 2-е место по количеству видов, вносят высокий вклад в сложение растительных сообществ. Наиболее активной в фитоценотическом отношении выступает группа гелофитов, являющаяся также достаточно многочисленной.

Ареалогическая структура

Анализ ареалов растений имеет большое значение для выявления географической структуры флоры, ее связей с флорами других территорий. В основу ареалогического анализа положен регионально-зональный принцип (Толмачев, 1962). Доминируют во флоре виды широкого географического распространения: 1-е место принадлежит видам с голарктическим ареалом — их 95, на 2-м месте — виды с евразиатским ареалом, количество которых составляет 59. Гораздо меньше видов с плюрирегиональным и европейским ареалами — 14 и 19 соответственно. Количество евросибирских видов также невелико — 10. Кроме того, во флоре присутствует 3 евросевероамериканских вида: *Isoëtes lacustris* L., *Pedicularis palustris* L., *Rhizomnium nudum* (Britt. et Williams) T. Кор. Адвентивные включения в составе флоры представляют *Elodea canadensis* Michx. и *Epilobium adenocaulon* Hausskn. Наиболее активным из них является *Elodea canadensis*, местами вытесняющий местные виды. Несмотря на участие заносных видов в сложении растительного покрова прибрежий и мелководий, гидрофильная флора водохранилища в целом носит естественный характер. Географическое расположение водохранилища обусловливает преобладание в составе флоры бореальных видов (121) над неморально-бореальными (29) и плюризональными (52) (рис. 2).

Водные растения представлены в основном видами с широкими ареалами: голарктическим — 41 вид, евразиатским — 25 и плюрирегиональным — 11, в то время как европейских видов всего 3, евросибирских — 2, евросевероамериканских и североамериканских — по 1,

Группа видов с плюрирегиональным ареалом представлена семействами *Potamogetonaceae*, *Typhaceae*, *Lemnaceae*, *Poaceae* и др. Среди видов данной группы много доминантов-ценозообразователей, являющихся гелофитами и гидрофитами (*Phragmites australis*, *Typha angustifolia* L., *Potamogeton pectinatus* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleiden, *Lemna trisulca* L.); они вносят весомый вклад в формирование растительного покрова водохранилища.

Самая многочисленная группа видов с голарктическим ареалом включает представителей почти всех семейств: *Butomaceae*, *Thelypteridaceae*, *Polygonaceae*, *Potamogetonaceae*, *Cyperaceae* и др. Эти виды принимают наиболее значительное участие в сложении фитоценозов водохранилища. Количество доминантов здесь наибольшее: *Potamogeton lucens* L., *P. perfoliatus* L., *P. natans* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *M. spicatum* L., *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, *Typha latifolia* L., *Phalaroides arundinacea*, *Sparganium emersum* Rehm. и др. Доминанты данной группы являются преимущественно гидрофитами и гелофитами.

2-я по численности группа видов с евразиатским ареалом насчитывает 59 видов. Это представители как настоящей водной, так и гигрофильной растительности. Сюда

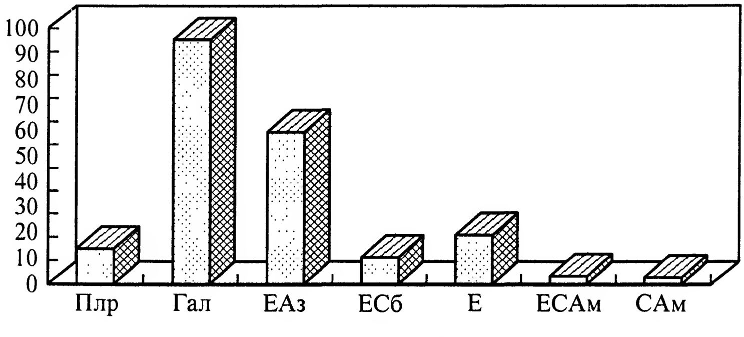


Рис. 2. Ареалогическая структура флоры Шекснинского водохранилища.

Плр — плюрирегиональный, Гол — голарктический, ЕАз — евразиатский, ЕСб — евросибирский, Е — европейский, ЕСАм — евросевероамериканский, САм — североамериканский.

относятся виды семейств *Hydrocharitaceae*, *Alismataceae*, *Typhaceae*, *Cyperaceae*, *Nymphaeaceae*, *Elatinaceae*, *Apiaceae* и др., играющие высокую роль в образовании растительных сообществ прибрежий и мелководий водоема. Среди евразиатских видов много доминантов, являющихся гидрофитами и гелофитами.

Группа видов с евросибирским бореальным ареалом насчитывает 10 видов из семейств *Poaceae*, *Apiaceae*, *Salicaceae* (*Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Sium latifolium* L., *Salix dasyclados* Wimm., *S. pentandra* L. и др.). Участие этих видов в формировании растительного покрова незначительное, как правило они в небольших количествах присутствуют в сообществах гело- и гигрофильной растительности.

Динамика флоры

Количественный состав флоры за время существования водохранилища значительно изменился и пополнился. В первые годы после заполнения водоема В. А. Экзерцевым и А. П. Белавской (1970) в зоне затопления был отмечен 91 вид высших травянистых растений из 33 семейств. В 1988 г. А. Н. Красновой найдено 165 видов из 44 семейств. Нами флористический список был дополнен до 222 видов растений из 54 семейств. Таким образом, флористическое богатство водной растительности Шекснинского водохранилища за период его существования увеличилось в 2.5 раза (рис. 3), что свидетельствует о постепенном освоении и более полном использовании экосреды макрофитами (Шенников, 1964).

За первые 20 лет существования водохранилища в составе флоры произошли следующие изменения: значительно возросло количество гигрофитов (с 35 до 70) и гигромезо- и мезофитов (с 7 до 41), зато почти не изменилось видовое богатство гидрофитов (с 21 до 24) и гелофитов (с 28 до 30). В последующие 10 лет количество гидрофитов увеличилось почти вдвое (с 24 до 47), гелофитов с 30 до 51 и гигрофитов — практически в 1.5 раза (с 70 до 107), а роль мезофитной группы напротив значительно уменьшилась с 41 до 17 (рис. 4). Флора Белого озера, насчитывавшая в 1985 г. 47 видов (Распопов, 1985), за 11 лет практически не изменилась и включает по нашим данным 43 вида.

Таким образом, за все время существования водохранилища число видов гигрофитов в его флоре постоянно увеличивалось, количество гидрофитов и гелофитов значительно возросло лишь в последнее десятилетие, а число гигромезо- и мезофитов сначала возрастало, а затем стало уменьшаться. Обычно увеличение в видовом составе доли гидрофитов и гигрофитов характерно для флоры формирующихся водоемов в первые годы после их образования, затем часто происходит возрастание роли гелофитного комплекса, а гигрофитный комплекс, как правило, уменьшается. Столь заметное и постоянное увеличение количества гигрофитов в нашем случае можно объяснить большим разнообразием экониш, возникших на Шекснинском водохрани-

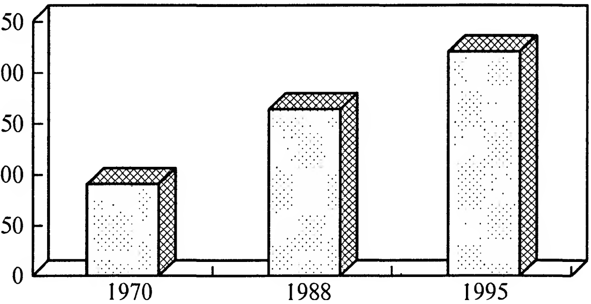


Рис. 3. Количественные изменения флоры Шекснинского водохранилища за период его существования. По оси абсцисс — годы, по оси ординат — число видов.

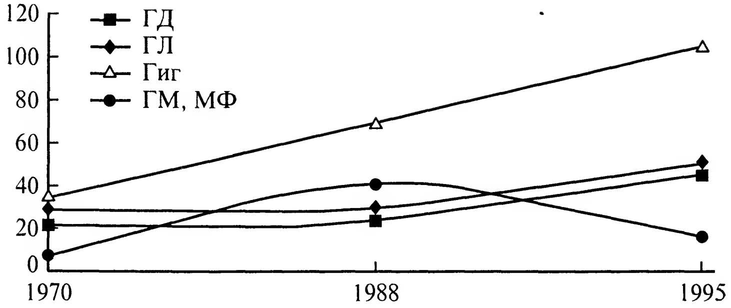


Рис. 4. Изменения экологического состава флоры Шекснинского водохранилища за период его существования.

ГД — гидрофиты, ГЛ — гелофиты, Гиг — гигрофиты, ГМ, МФ — гигромезо- и мезофиты.

лище, при создании которого были затоплены разнообразные по экологическим условиям территории (как поля и леса, так и болота), где впоследствии сформировались разнообразные экотопы. Создавшиеся на ряде участков водохранилища обширные, зарастающие сплавинами, мелководья и низкие подтопленные берега способствуют развитию богатой гигрофильной фракции. Определенный вклад вносит также антропогенное влияние, вызывающее дестабилизацию экологических условий и способствующее развитию наиболее выносливых и менее требовательных видов, большинство которых является гигрофитами.

Экологическое разнообразие (разнообразие экогрупп) флоры в течение всего периода существования водоема оставалось высоким и изменялось незначительно: с 1970 по 1988 г. наблюдалось небольшое повышение, а с 1988 по 1995 г. — понижение. На протяжении 30 лет коэффициенты выравненности структуры (эквитабельности) и доминирования оставались примерно на одном уровне, при этом коэффициент выровненности в течение всего рассматриваемого периода был высоким и коэффициент доминирования — низким (табл. 1).

Экологическое разнообразие находится в тесной зависимости от спектра экологических условий обитания изучаемого объекта. Высокое экологическое разнообразие свидетельствует о наличии широкого спектра биотопов, о чем следует говорить в нашем случае. Некоторое уменьшение экологического разнообразия в 1995 г. могло быть вызвано как начавшейся стабилизацией экосистемы водохранилища, так и антропогенным влиянием, чему сопутствовало наблюдаемое уменьшение мезофильной группы.

Несмотря на то что видовое богатство флоры выросло в 3 раза, ее экологическое разнообразие изменилось незначительно, т. е. участие экологических групп растений в формировании флоры менялось пропорционально, за исключением гигромезофитов, уменьшение доли которых и параллельное повышение доли гигрофитов в 1995 г. вызвало повышение коэффициентов разнообразия и доминирования.

ТАБЛИЦА 1

Экологическое разнообразие флоры Шекснинского водохранилища

Показатели	Годы		
	1970	1988	1995
H	1.83 ± 0.06	1.88 ± 0.05	1.75 ± 0.05
E	0.91	0.94	0.88
λ	0.30	0.30	0.34

Примечание. *H* — индекс разнообразия Шеннона, *E* — индекс эквитабельности Пиелу, λ — индекс доминирования Симпсона.

ТАБЛИЦА 2

Сравнительные данные по флоре Шекснинского водохранилища, искуственных водоемов верхней Волги, некоторых озер таежной зоны и днепровского каскада

Водоем (источник информации)	Число видов		Коэффициент общности
	всего во флоре	общих	
Шекснинское водохранилище (вдхр.) (наши данные)	222	—	—
Иваньковское вдхр. (Экзерцев, 1966)	222	126	56.8
Горьковское вдхр. (Экзерцев и др., 1974)	239	136	59.0
Угличское вдхр. (Экзерцев и др., 1974)	170	119	60.7
Рыбинское вдхр. (Лисицына, 1990)	194	137	65.9
Озера Северо-Запада (Распопов, 1985)	136	99	55.3
Озера Ярославской обл. (Кузьмичев и др., 1990)	149	114	61.5
Киевское вдхр. (Корелякова, 1989)	121	85	49.6
Каневское вдхр. (Корелякова, 1989)	102	74	45.7
Кременчугское вдхр. (Корелякова, 1989)	122	83	48.3
Днепродзержинское вдхр. (Корелякова, 1989)	95	65	41.0
Запорожское вдхр. (Корелякова, 1989)	96	64	40.3
Каховское вдхр. (Корелякова, 1989)	97	64	40.1

Видовой состав флоры Шекснинского водохранилища богаче большинства верхневолжских (кроме Иваньковского и Горьковского) и всех днепровских водохранилищ. Наиболее близка по видовому составу к флоре Шекснинского флора Рыбинского водохранилища, что обусловлено сходными климатическими, трофическими особенностями водоемов и их географической близостью. Сопоставление водной и прибрежно-водной флоры водохранилища и близлежащих естественных водоемов показывает, что его флора богаче естественных (табл. 2).

В то же время необходимо отметить, что входящее в состав Шекснинского водохранилища оз. Белое во многом сохранило черты естественного водоема, вследствие чего целесообразно провести сравнение его флоры с флорой других естественных водоемов. Согласно данным Распопова (1985), флора оз. Белого, насчитывающая 47 видов, беднее флоры Ладожского, Онежского и Псковско-Чудского озер (108, 103 и 71 вид соответственно); она сходна с флорой озер Кубенское и Лача и незначительно богаче флоры озер Ильмень и Воже (34 и 37 видов соответственно) (табл. 3). Степень сходства флоры оз. Белого с флорами различных озер Северо-Двинской системы примерно одинакова и составляет в среднем около 50 % (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Сравнительные данные по флоре оз. Белого и озер Северо-Двинской системы

Озера	Число видов		Коэффициент общности
	всего во флоре	общих	
Белое (наши данные)	43		
Белое (Распопов, 1985)	47	29	64.4
Ладожское (Распопов, 1985)	108	39	51.6
Онежское (Распопов, 1985)	103	36	49.3
Псковско-Чудское (Распопов, 1985)	71	30	52.6
Кубенское (Распопов, 1985)	47	25	55.5
Лача (Распопов, 1985)	47	23	51.1
Ильмень (Распопов, 1985)	34	20	51.9
Воже (Распопов, 1985)	37	23	57.5

Выводы

1. Флору Шекснинского водохранилища слагают 222 вида растений из 54 семейств. Водная флора в широком понимании (гидрофиты, гелофиты и гигрогелофиты) насчитывает 98 видов из 34 семейств. Гидрофиты представлены 47 видами из 16 семейств. Прибрежную флору (гигро-, гигромезо- и мезофиты) слагают 124 вида из 30 семейств.

2. Среди всех экологических групп растений преобладают гигрофиты, насчитывающие 107 видов. 2-й по количеству является группа гидрофитов — 47 видов. 3-е место принадлежит гигрогелофитам — 35 видов. Количество гелофитов, гигромезо- и мезофитов почти одинаково и составляет — 16—17 видов.

3. Доминируют во флоре виды широкого географического распространения: голарктические — 95 и евразиатские — 59 видов. Гораздо меньше видов с плюрирегиональным и европейским ареалами — 14 и 19. Количество евросибирских видов также невелико — 10. Кроме того, во флоре присутствуют 3 евросевероамериканских и 2 североамериканских вида.

4. Флористическое богатство водной растительности Шекснинского водохранилища за период его существования увеличилось в 2.5 раза, при этом число гигрофитов постоянно возрастало, количество гидрофитов и гелофитов значительно увеличилось лишь в последнее десятилетие, число гигромезо- и мезофитов возрастало лишь первые 2 десятилетия, а затем стало уменьшаться, при этом экологическое разнообразие флоры в течение всего периода существования водоема оставалось высоким и изменялось незначительно.

5. Видовой состав флоры Шекснинского водохранилища богаче естественных водоемов прилегающих территорий, большинства верхневолжских (кроме Иваньковского и Горьковского) и всех днепровских водохранилищ. Наиболее близка по видовому составу к флоре Шекснинского флора Рыбинского водохранилища.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артеменко В. И. Дополнение к флоре Шекснинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1979. № 44. С. 22—23.

Белавская А. П. Высшая водная растительность // Методика изучения биогеоценозов пресных водоемов. М., 1975. С. 117—132.

Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л., 1981. 187 с.

Корелякова И. Л. Высшая водная растительность Днепра и днепровских водохранилищ // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ / Отв. ред. Н. В. Кондратьева. Киев, 1989. С. 5—48.

Краснова А. Н. Флористические особенности Шекснинского водохранилища // Вторая Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1988. С. 21—22.

Кузьмичев А. И., Экзерцев В. А., Лисицына Л. И. и др. Флора и растительность озер Ярославской области / Флора и продуктивность пелегических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Л., 1990. Вып. 59 (62). С. 50—94.

Лисицына Л. И. Видовой состав растительности мелководий Рыбинского водохранилища / Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Л., 1990. Вып. 59 (62). С. 110—120.

Папченков В. Г. О классификации макрофитов водоемов и водной растительности // Экология. 1985. № 6. С. 8—13.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.

Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л., 1985. 200 с.

Толмачев А. И. Основы учения об ареалах. Л., 1962. 100 с.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Экзерцев В. А. Флора Иваньковского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ / Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. М.; Л., 1966. Вып. 11 (14). С. 104—142.

Экзерцев В. А., Белавская А. П. О растительности Шекснинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1970. № 8. С. 29—34.

Экзерцев В. А., Белавская А. П. К изучению флоры Шекснинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1975. № 25. С. 20—23.

Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В. Флористический состав и продукция высшей водной растительности Угличского водохранилища // Флора, фауна и микроорганизмы Волги / Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Рыбинск, 1974. Вып. 28 (31). С. 76—99.

SUMMARY

A detailed characterization of the macrophyte flora of Sheksna Reservoir is given. The taxonomic analysis has shown it to comprise 222 species of aquatic plants from 54 families. The analysis of the ecological structure has revealed 4 main ecological groups of the macrophytes: hydrophytes (47 species), helophytes (51), hygrophytes (107), hygromesophytes (17). The helophytes are subdivided into two subgroups: hygrohelophytes (35) and helophytes (16). The geographical analysis has shown the species with Holarctic and Eurasian distribution to dominate in the flora. Dynamics of various structures of the flora have been studied for the period of the reservoir existence. The total amount of species has increased 2/5 times for this period. The comparative floristic analysis has shown, that the species composition of the Sheksna Reservoir is higher than those of the Upper Volga and Dnepr Reservoirs, as well as those of some natural waterbodies.

УДК 581.526.33

Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 8

© В. И. Василевич, Е. О. Кузьмина

СОПРЯЖЕННОСТИ ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ ТРАВЯНОГО И МОХОВОГО ЯРУСОВ НА СФАГНОВЫХ БОЛОТАХ

V. I. VASILEVICH, E. O. KUZMINA. INTERSPECIFIC ASSOCIATIONS BETWEEN DOMINANT SPECIES OF HERB AND MOSS LAYERS IN PEATBOGS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 12.03.2002

Проведено вычисление межвидовых сопряженностей между доминирующими видами мохового и травяного ярусов на сфагновых болотах методом хи-квадрат. Показано, что доминирующие виды травяного яруса приурочены к одному—трем видам сфагновых мхов, а все виды *Sphagnum* достаточно индивидуальны по своей экологии, хотя их экологические амплитуды широко перекрываются. Субассоциации, выделяемые во флористической классификации растительности болот, оказываются неравноценными. Одни из них отражают совпадение фитоценотических оптимумов доминирующих видов разных ярусов, а другие представляют собой их относительно случайные комбинации.

Ключевые слова: сфагновые болота, сопряженность видов, классификация.

Поводом для выполнения данной работы послужила флористическая классификация растительности болот, которая в последнее время становится популярной в России. Растительные ассоциации в этой классификации выделяются по видам травяного и кустарничкового ярусов, а виды мхов большей частью используются лишь для выделения субассоциаций. K. Dierssen и H. Reichert (1996) считают, что сосудистые растения имеют хорошо развитую корневую систему, охватывают больший объем торфа и воздушной среды, а потому более информативны для классификации сообществ болот. При бедном видовом составе сообществ олиготрофных и мезотрофных болот флористические критерии весьма сложно использовать для классификации. Когда в сообществе мочажины или топи имеется один вид в травяном ярусе, а моховой покров целиком состоит из одного вида сфагнума, неизбежно приходится основываться на доминантах и выделять ассоциации по доминантам травяного или мохового яруса, или по комбинации доминантов в обоих ярусах, как поступают скандинавские геоботаники.

При классификации необходимо учитывать фитоценотическую замещаемость видов, которая очень сильно проявляется у видов мхов. В одних и тех же условиях среды могут доминировать разные виды мхов, и различия в видах-доминантах не сказываются на всех остальных видах сообщества (Боч, Василевич, 1980).

В асс. Caricetum lasiocarpae Oswald 1923 М. С. Боч и В. А. Смагин (1993) выделяют 8 субассоциаций: sphagnetosum angustifolii, sphagnetosum fallacis, sphagnetosum baltici, sphagnetosum maji, sphagnetosum cuspidati, sphagnetosum jensenii, sphagnetosum obtusii, sphagnetosum papillosi. И это только в сообществах, где преобладает *Carex lasiocarpa*, что они в нарушение всех правил Кодекса фитоценотической номенклатуры называют фацией Carex lasiocarpa. В фации Menyanthes trifoliata этой ассоциации появляется несколько новых субассоциаций: sphagnetosum riparii, sphagnetosum centralis, sphagnetosum subsecundi, а в фации Comarum palustre — sphagnetosum contortii. Не все ассоциации встречаются одинаково часто: субасс. sphagnetosum fallacis представлена в трех фациях 36 описаниями, a sphagnetosum jensenii — 4.

Этот набор субассоциаций показывает в какой-то мере экологическую амплитуду *Carex lasiocarpa*, но не дает возможности понять, с какими видами сфагнума *C. lasiocarpa* тесно связана и с какими из них у нее совпадает фитоценотический оптимум. Набор сфагнов, по которым выделены субассоциации, весьма широк по экологии. Он включает чисто олиготрофный *Sphagnum cuspidatum*, олигомезотрофный — *S. majus* и мезоевтрофный — *S. riparium.*

В асс. Caricetum rostratae Oswald 1923 Боч и Смагин (1993) выделили 7 субассоциаций, но только 2 из них представлены бóльшим числом описаний: sphagnetosum angustifolii — 17 и sphagnetosum fallacis — 25. Остальные встречаются довольно редко: sphagnetosum baltici — 8, sphagnetosum maji — 2, sphagnetosum jensenii — 2, sphagnetosum riparii — 3, sphagnetosum obtusii — 3.

В связи с таким широким варьированием доминантов мохового яруса в ассоциациях, выделенных по преобладанию в травяном ярусе одного вида, возникла задача выявить сопряженности между видами сосудистых растений и сфагнами, оценить равноценность выделенных ассоциаций. Одни из них могут представлять весьма типичные сочетания доминантов в разных ярусах, а другие — лишь случайные комбинации на краю экологических амплитуд обоих видов.

Из фитоценотеки Лаборатории растительности лесной зоны Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН были отобраны описания олиготрофных и мезотрофных сфагновых болот. Бóльшая часть этих описаний использована в работе М. С. Боч и В. А. Смагина (1993). Все описания были разделены на группы по виду травяного яруса, имеющему самое высокое покрытие (по доминанту). Затем эти группы были разделены по преобладающему виду сфагнума. В связи с тем, что предполагалось провести статистическую обработку этих описаний, в обработку были включены лишь сообщества с преобладанием широко распространенных видов сфагнов: *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. fallax*, *S. balticum*, *S. majus*, *S. cuspidatum.*

Для статистической обработки нужны так называемые репрезентативные выборки. В такой выборке каждый вариант должен быть представлен пропорционально площади, занимаемой им в природе. Такой выборки у нас не было. Описания были собраны во время маршрутных работ и располагались по ходу профилей через болотные массивы. Описания делали в зависимости от смены растительности по профилю. Можно предполагать, что в такой выборке часто встречающиеся варианты, образующие большие контуры на болотах, представлены относительно небольшим числом описаний, а редкие варианты были описаны более часто. Способ получения выборки работал против выявления статистически значимых связей, а, следовательно, то, что нам удалось обнаружить может быть отражением природных закономерностей. К тому же мы анализировали только положительные сопряженности, которые при таком способе получения выборки искажаются меньше.

Мы не стали вычислять какие-либо коэффициенты сопряженности, считая, что достаточно установить наличие достоверной связи, а значение коэффициента особой роли не играет. В связи с этим мы ограничились вычислением критерия хи-квадрат.

В табл. 1 приведены данные по совместной встречаемости доминантов травяного и мохового ярусов (для простоты некоторые доминанты травяного яруса, встречающиеся не очень часто, в ней опущены). В последнем столбце и последней строке табл. 1 приведены так называемые краевые суммы, т. е. общее число описаний, в которых доминирует какой-то конкретный вид. Краевые суммы для видов сфагнов даны с учетом опущенных в приведенной таблице доминантов травяного яруса. Подробнее о работе с такого рода таблицами можно ознакомиться в книгах П. Грейг-Смита (1967) и В. И. Василевича (1969).

Можно вычислить значение критерия хи-квадрат для таблицы в целом, но проверять гипотезу о независимом распределении всех видов сфагнов и сосудистых растений нет большого смысла, так как зависимость эта очевидна и бросается в глаза при просмотре таблицы. К тому же все болотоведы знают, что разные виды сосудистых растений встречаются на болотах в разных условиях увлажнения и трофности субстрата и отличаются по экологии, так же как и виды сфагнов.

Из этой таблицы (таблица сопряженности n · n) можно сделать ряд таблиц типа 2 · 2. Для этого выбираем какой-то один вид сфагнума и один вид сосудистых растений и противопоставляем их всем остальным видам соответствующего яруса. В табл. 2 приведена в качестве примера сопряженность между *Sphagnum fuscum* и *Calluna vulgaris*. Число описаний, в которых доминируют оба вида, значительно превышает ожидаемое. Достоверность связи проверяется с помощью критерия хи-квадрат. В данном случае хи-квадрат равен 128.95, что превышает табличное значение при 95 %-м доверительном уровне и 1 степени свободы (3.84).

Значимую положительную сопряженность со *Sphagnum fuscum* имеют следующие виды: *Calluna vulgaris*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum hermaphroditum*, *E. nigrum*, *Betula nana*, *Ledum palustre*, *Molinia caerulea*. Это достаточно однородная по экологии группа видов, за исключением *Molinia caerulea*, объединяющая виды гряд верховых болот.

Когда мы рассматриваем приуроченность видов в разных регионах, то картина становится несколько иной. Выявляется положительная сопряженность *Calluna vulgaris* к болотам с *S. fuscum* в западной части Ленинградской обл. (к западу от р. Волхов). Известно, что вереск не встречается на болотах к востоку от Волхова, хотя его ареал простирается до Урала и даже заходит в Западную Сибирь. Там он растет только в сухих сосновых лесах. Встречается вереск на болотах с *S. fuscum* также в Мурманской и Архангельской областях. Распределение видов по регионам показало также приуроченность *Menyanthes trifoliata*, *Molinia caerulea*, *Carex lasiocarpa* к сообществам с преобладанием *S. fuscum* в Мурманской обл. Эти виды встречаются там с *S. fuscum* на грядах аапа-болот.

Со *Sphagnum magellanicum* сопряжены положительно *Rubus chamaemorus*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*. Двух последних нет в списке видов, положительно сопряженных с *S. fuscum*. Наборы сопряженных видов у *S. fuscum* и *S. magellanicum* отличаются весьма сильно. Боч и Смагин (1993) приводят для болот Северо-Запада асс. Ledo-Sphagnetum magellanici. Эта ассоциация взята ими с болот Центральной Европы. *Ledum palustre*, хотя и приурочен на Северо-Западе к сообществам с доминированием *S. magellanicum* в моховом ярусе, встречается в качестве доминанта на этих болотах довольно редко. Он доминирует лишь в 6 описаниях из 203. Чаще других видов там доминируют *Eriophorum vaginatum* и *Chamaedaphne calyculata*. Последний вид восточный, в Центральную Европу он не заходит, и, вполне вероятно, что сообщества с доминированием *S. magellanicum* на Северо-Западе следует относить к совсем другой ассоциации.

Сравнение приуроченности видов травяно-кустарничкового яруса к сообществам из *S. magellanicum* на востоке и западе Ленинградской обл. довольно отчетливо показало приуроченность *Calluna vulgaris* к западным районам, а *Chamaedaphne calyculata* — к восточным.

Sphagnum angustifolium в отличие от двух предыдущих видов сфагнов не является доминантом на грядах и кочках верховых болот. Его фитоценотический оптимум

ТАБЛИЦА 1

Совместная встречаемость доминирующих видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов на сфагновых болотах

Вид	*Eriophorum vaginatum*	*Calluna vulgaris*	*Rubus chamaemorus*	*Andromeda polifolia*	*Empetrum nigrum*	*Chamaedaphne calyculata*	*Carex lasiocarpa*	*Ledum palustre*	*Menyanthes trifoliata*	*Carex limosa*	*Carex rostrata*	*Scheuchzeria palustris*	Общее число описаний
Sphagnum fuscum	68 (91)	61 (18)	59 (20)	41 (30)	17 (9)	19 (18)	8 (14)	5 (2)	14 (23)	0 (18)	0 (22)	0 (26)	353
S. magellanicum	51 (52)	9 (11)	19 (11)	21 (17)	16 (5)	32 (10)	5 (8)	6 (1)	13 (13)	3 (10)	0 (13)	0 (15)	203
S. angustifolium	125 (101)	17 (20)	12 (22)	17 (34)	6 (10)	32 (20)	15 (16)	0 (2)	32 (25)	5 (20)	37 (25)	6 (15)	393
S. fallax	55 (86)	0 (17)	5 (19)	20 (28)	3 (8)	5 (17)	31 (13)	0 (2)	47 (21)	15 (17)	52 (21)	20 (25)	332
S. balticum	100 (71)	5 (14)	4 (16)	41 (23)	1 (7)	1 (14)	8 (11)	0 (2)	0 (18)	30 (14)	15 (18)	38 (20)	276
S. majus	26 (33)	0 (7)	0 (7)	7 (11)	0 (3)	0 (6)	3 (5)	0 (1)	7 (8)	19 (6)	4 (8)	42 (9)	127
S. cuspidatum	20 (19)	0 (4)	0 (4)	3 (6)	0 (2)	0 (4)	2 (3)	0 (1)	0 (5)	16 (4)	2 (5)	25 (6)	75
Общее число описаний	455	92	99	150	43	89	72	11	113	88	112	131	1759

Примечание. Дано число описаний с определенной комбинацией доминантов. В скобках приведены ожидаемые частоты при условии независимого распределения видов обоих ярусов (математическое ожидание; округлено до целых чисел).

ТАБЛИЦА 2

Сопряженность *Sphagnum fuscum* и *Calluna vulgaris*

Вид	*Sphagnum fuscum*	Остальные виды *Sphagnum*	Общее число описаний
Calluna vulgaris	61 (18.5)	292 (334.5)	353
Остальные виды	31 (73.5)	1375 (1322.5)	1406
Общее число описаний	92	1667	1759

находится на ровных, относительно сухих участках болот — «коврах». В связи с этим и набор видов, тесно связанных с *S. angustifolium*, совсем иной. С ним положительно сопряжены *Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Carex rostrata*, *Phragmites australis*. Такой пестрый по экологии набор видов объясняется широкой амплитудой *S. angustifolium* по отношению к трофности торфа и внутризалежных вод. Наиболее часто встречающимся доминантом является *Eriophorum vaginatum*.

На востоке и западе Ленинградской обл. меняется связь ряда видов с *S. angustifolium*. На западе области с ним чаще встречаются *Andromeda polifolia*, *Rubus chamaemorus*, *Calluna vulgaris*. Можно предположить, что сообщества *S. angustifolium* в среднем несколько суше на западе области. Об отсутствии *Calluna vulgaris* на болотах востока Ленинградской обл. уже было сказано выше.

Sphagnum fallax на верховых болотах Северо-Запада приурочен к их мезотрофным, сильно обводненным окраинам и переходным (мезотрофным) болотам. С ним тесно связаны такие виды как *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Oxycoccus palustris*, *Comarum palustre*, *Carex rostrata*, *Phragmites australis*. Это мезотрофные виды. Никакой зависимости от регионов не выявлено. Набор доминантов травяного яруса подтверждает мезотрофную природу *S. fallax*. Наиболее часто встречающимися доминантами в сообществах *S. fallax* являются *Carex lasiocarpa*, *Eriophorum vaginatum*, *Menyanthes trifoliata*, *Oxycoccus palustris*, *Carex rostrata*, *Scheuchzeria palustris*.

Со *Sphagnum balticum* положительно сопряжены *Eriophorum vaginatum*, *Andromeda polifolia*, *Scheuchzeria palustris*. Отличия в составе сопряженных с ним видов по сравнению со *Sphagnum fallax* весьма значительны. Это виды, широко распространенные в топях, мочажинах и на коврах олиготрофных болот, но судя по тому, что в эту группу входят *Andromeda polifolia* и *Eriophorum vaginatum*, экологическая амплитуда *S. balticum* охватывает относительно сухие мочажины и ковры.

Sphagnum majus и *S. cuspidatum* положительно сопряжены с *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris* и *Rhynchospora alba*. Это основные виды олиготрофных сырых глубоких мочажин. Судя по набору положительно сопряженных с ними видов, они очень близки по экологии. Установлено лишь одно статистически достоверное отличие: *S. cuspidatum* отрицательно сопряжен с *Menyanthes trifoliata*, а у *S. majus* значимая сопряженность с этим видом отсутствует. *Menyanthes trifoliata* не заходит в олиготрофные мочажины, а следовательно, экологическая амплитуда *S. majus* по отношению к трофности субстрата несколько шире. *S. cuspidatum* — типичный олиготрофный вид, а *S. majus* — олигомезотрофный. На севере и востоке Ленинградской обл. он встречается и на мезотрофных болотах. *S. cuspidatum* — западный вид, восточная граница которого проходит в Ленинградской обл., а *S. majus* замещает его восточнее.

Видов сосудистых растений, приуроченных только к одному виду *Sphagnum*, немного. Только с *S. fuscum* положительно сопряжены *Calluna vulgaris*, *Empetrum hermaphroditum*, *Betula nana*, *Molinia caerulea*, а *S. magellanicum* и *S. angustifolium* таких видов не имеют. Только с *S. fallax* положительно сопряжена *Carex rostrata* (на обводненных окраинах верховых болот или мезотрофных болотах востока Ленинградской обл.). 3 остальных вида мочажин (*S. balticum*, *S. majus*, *S. cuspidatum*) положительно сопряжены с одними и теми же видами травяного яруса.

Calluna vulgaris, *Empetrum hermaphroditum*, *Betula nana* положительно сопряжены только с *S. fuscum*, но последние 2 вида лишь на севере, в Мурманской обл. Значительно больше видов сопряжено положительно и с *S. fuscum*, и с *S. magellanicum*. Это *Rubus chamaemorus*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*. Только с *S. magellanicum* положительно сопряжен 1 вид — *Vaccinium uliginosum*, а *Chamaedaphne calyculata* приурочен к *S. magellanicum* и *S. angustifolium*. По положительно сопряженным с ними видам эти 2 вида сфагнов довольно близки, так как оба доминируют на грядах олиготрофных болот и на относительно сухих с поверхности окраинах выпуклых болотных массивов, к тому же они часто выступают как содоминанты.

S. fuscum предпочитает более высокие гряды и кочки, в процессе развития гряд он обычно сменяет *S. magellanicum*. Сообщества с доминированием этих двух видов можно относить к разным растительным ассоциациям, независимо от того, какие принципы классификации используются, но при выборе видов сосудистых растений, характеризующих эти ассоциации, следует учитывать их сопряженность с соответствующим видом *Sphagnum.*

Считается, что *Calluna vulgaris* замещается на востоке *Chamaedaphne calyculata.* Это верно, но лишь отчасти. По приуроченности к видам сфагнов эти 2 вида отличаются весьма существенно. Вереск связан с *S. fuscum*, а *Chamaedaphne calyculata* с *S. magellanicum* и *S. angustifolium.* Вероятно, что эта смена определяется, по крайней мере отчасти, географической сменой типов болотных массивов с запада на восток. Т. К. Юрковская (2000) считает, что фускум-болота соответствуют зрелой фазе развития в условиях оптимального развития болотных массивов, а магелланикум-болота — зрелой фазе в условиях ограниченного развития сфагновых болот. Фитоценотический оптимум *S. fuscum* находится в подзонах средней и северной тайги, а южнее и западнее преобладают болота с *S. magellanicum.*

Eriophorum vaginatum — самый частый доминант на сфагновых болотах, он встречается со всеми рассматриваемыми в данной работе видами сфагнов, но приурочен только к двум из них — *S. angustifolium* и *S. balticum.* Его фитоценотический оптимум явно совпадает с сообществами, образованными этими двумя видами. Это средние по увлажнению участки олиготрофных болот: обширные ковры в окраинных частях олиготрофных массивов. В грядово-мочажинных комплексах сообщества с *Eriophorum vaginatum* играют весьма скромную роль. Обильно разрастается пушица влагалищная и после пожаров в облесенных сосной окраинах верховых болот. Эти средние по увлажнению сообщества олиготрофных болотных массивов не находят места во флористической классификации болотной растительности, и пушица никогда не выступает в качестве характерного или дифференциального вида какой-либо ассоциации. Причина этого в широкой экологической амплитуде пушицы и явном несовпадении ее фитоценотического и экологического оптимумов.

Andromeda polifolia положительно сопряжена с *S. fuscum* и *S. balticum.* Это является отражением ее двойного фитоценотического и совпадающего с ним экологического оптимума. Она растет и не очень часто доминирует на высоких грядах и олиготрофных кочках, а также в относительно сухих мочажинах с *S. balticum*, но относительно редко встречается с высоким обилием в промежуточных по увлажнению условиях, где доминируют *S. magellanicum* и *S. angustifolium.* Правда, ее доминирование в мочажинах обусловлено обычно слабым развитием травяно-кустарничкового яруса и ее покрытие в этих условиях, как правило, невелико.

Carex lasiocarpa — один из основных доминирующих видов травяного яруса мезотрофных (переходных) болот, положительно сопряжен только с *S. fallax*, хотя встречается со всеми видами. Другие доминанты мезотрофных сообществ — *Carex rostrata*, *Menyanthes trifoliata*, *Oxycoccus palustris* сопряжены положительно с *S. angustifolium* и *S. fallax.* Это свидетельствует о более узком фитоценотическом оптимуме *Carex lasiocarpa*, который не включает несколько более сухие сообщества с доминированием *S. angustifolium*, в которых может доминировать *Carex rostrata.*

С *S. angustifolium* и *S. fallax* сопряжен положительно также *Phragmites australis.* При оценке этих сопряженностей нужно иметь в виду, что этот вид заходит на сфагновые болота только небольшой частью своей экологической амплитуды, и, по нашим данным, нельзя судить о приуроченности тростника к каким-либо местообитаниям на мезотрофных болотах.

Результаты исследования сопряженностей между видами на сфагновых болотах подтверждает принцип экологической индивидуальности видов, сформулированный Л. Г. Раменским (1925) и H. Gleason (1926), который не исключает значительного перекрывания экологических амплитуд видов. Разные виды сфагнов могут доминировать в одинаковых условиях местообитания, что приводит к появлению групп фитоценотически замещающих видов. Ранее было показано (Боч, Василевич, 1980), что *Sphagnum fallax*, *S. cuspidatum*, *S. majus* замещают друг друга, чередуясь в мочажинах на склоне верхового болота.

Эксперименты с взаимными пересадками видов сфагнов (Milligan, Gignac, 2001) показали, что *S. magellanicum* и *S. angustifolium* одинаково хорошо растут в местообитаниях обоих видов, но *S. fuscum* приурочен к более сухим местообитаниям. Пересадки видов *Sphagnum* проводил в нашей стране В. Д. Лопатин (1954), но он работал с контрастными по экологии видами, пересаживая моховые дернины с гряд в мочажины и наоборот.

Мы не ставили своей задачей пересматривать систему классификации растительности болот, но полученные нами результаты свидетельствуют о неравноценности субассоциаций, выделяемых по доминирующему виду сфагнума. Если одни из них представляют собой часто встречающиеся комбинации доминирующих видов, свидетельствующие о совпадении фитоценотических оптимумов видов, то другие являются лишь редко встречающимися, относительно случайными сочетаниями. Во флористической классификации болотной растительности в одну ассоциацию попадают сообщества с очень разными по экологии видами сфагнов. Видимо, это и привело О. Л. Кузнецова (2000) к отказу от флористической классификации растительности, но использование шведско-финского подхода, когда ассоциации выделяются по комбинации доминантов в моховом и травяном ярусах, также не дает вполне удовлетворительного решения, так как таких ассоциаций оказывается слишком много. Фитоценотическую замещаемость видов следует учитывать при любой классификации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боч М. С., Василевич В. И. Состав и структура растительности грядово-мочажинного комплекса // Экология. 1980. № 3. С. 22—30.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967. 358 с.

Кузнецов О. Л. Топо-экологическая классификация растительности болот Карелии // Динамика болотных экосистем Северной Евразии в голоцене. Петрозаводск, 2000. С. 28—34.

Лопатин В. Д. Методика пересадки и результаты наблюдений над пересадками сфагновых дернин на верховом болоте // Доклады на совещании по стационарным геоботаническим исследованиям. М.; Л., 1954. С. 289—293.

Раменский Л. Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение. Воронеж, 1925. 27 с.

Юрковская Т. К. Региональная дифференциация растительного покрова верховых болот России // Динамика болотных экосистем Северной Евразии в голоцене. Петрозаводск, 2000. С. 35—37.

Dierssen K., Reichelt H. Zur Gliederung des Rhynchosporion albae W. Koch 1926 in Europe // Phytocoenologia. 1996. Vol. 16. N 1. S. 37—104.

Gleason H. Individualistic concept of the plant association // Bull. Torrey Bot. Club. 1926. Vol. 53. N 1. P. 7—26.

Mulligan R. C., Gignac L. D. Bryophyte community structure in a boreal poor fen: reciprocal transplants // Can. J. Bot. 2001. Vol. 79. N 4. P. 404—411.

SUMMARY

The interspecific associations were estimated by means of chi-square test. It was shown that dominant species of herb layer are connected with 1—3 sphagnum species. All investigated sphagnum species are ecologically individualistic but their ecological ranges overlap significantly. Subassociations in floristic classification of bog vegetation which are distinguished on the basis of dominant sphagnum species are not equivalent. Some of them are the result of coincidence of phytocoenological optima of dominant species but others are their relatively random combinations.

УДК 581.526.42

Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 8

© **В. В. Никонов, Н. В. Лукина, Е. В. Смирнова,
Л. Г. Исаева**

ВЛИЯНИЕ *PICEA OBOVATA* И *PINUS SYLVESTRIS* НА ПЕРВИЧНУЮ ПРОДУКТИВНОСТЬ НИЖНИХ ЯРУСОВ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

V. V. NIKONOV, N. V. LUKINA, E. V. SMIRNOVA, L. G. ISAEVA. INFLUENCE OF *PICEA OBOVATA* AND *PINUS SYLVESTRIS* TREES ON THE LOWER LAYER PRIMARY PRODUCTIVITY IN CONIFEROUS FORESTS OF THE KOLA PENINSULA

Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН
Апатиты Мурманской обл.

Поступила 13.04.1999
Окончательный вариант получен 14.06.2001

Рассмотрено влияние *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на формирование первичной продуктивности растений нижних ярусов северо-таежных лесов. В сосновых лесах продуктивность и разнообразие растений с атмосферной стратегией питания (лишайники и мохообразные) наиболее высоки в подкроновых пространствах, характеризующихся дополнительным поступлением элементов питания со стволовыми и кроновыми водами. Снижение продуктивности мохообразных, особенно *Hylocomium splendens*, под кронами елей объясняется более агрессивным, чем под пологом сосны, характером стволовых и кроновых вод и низкой степенью освещенности. Снижение продуктивности растений с почвенной стратегией питания (кустарнички) в зонах края и перекрывания крон связано с увеличением содержания обменного алюминия в почвах и возрастанием конкуренции с деревьями за элементы питания.

Ключевые слова: *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, Кольский п-ов, лишайники, мохообразные, кустарнички, первичная продуктивность, питательный режим.

В бореальных экосистемах регулирующая роль в функционировании растений нижних ярусов принадлежит древесным растениям, обусловливающим пространственную неоднородность и временную изменчивость освещенности, эвапотранспирации, микроклимата, распределения атмосферных выпадений, водного, температурного и питательного режимов. Древесные растения активно трансформируют окружающую среду, осуществляя таким образом воздействие на другие организмы. Это явление нашло отражение в понятии «фитогенное поле» (Уранов, 1965). Воздействие фитогенного поля отдельной древесной особи или группы деревьев на растения нижних ярусов оценивают, как правило, по изменению их обилия или встречаемости (Ипатов, Кирикова, 1997). Ведущим фактором, контролирующим развитие организмов, формирование и «упаковку» растительных сообществ, является их обеспеченность питанием. Питательный режим бореальных лесов — это «...сочетание возможностей окружающей среды в удовлетворении потребностей организмов и их сообществ в элементах питания и способности организмов и сообществ использовать эти возможности, трансформируя среду обитания и, тем самым, создавая условия жизни» (Лукина, Никонов, 1998 : 5). Согласно этому определению, воздействие деревьев на растения нижних ярусов характеризуют следующие миграционные потоки элементов питания: 1) с водами, формирующимися в результате взаимодействия атмосферных осадков с живым древесным пологом; 2) с прижизненными корневыми выделениями; 3) с растительным опадом, формируемым как надземной частью различных деревьев, так и корнями; 4) поглощение растительным пологом из атмосферы и выделение в процессе транспирации; 5) поглощение корнями из почвы в процессе роста деревьев, что может обеднять почву элементами питания, особенно при активном росте молодых древостоев, и создавать конкуренцию в поглощении элементов питания растениям нижних ярусов. Специфичность перечисленных потоков химических элементов определяется функционированием разнообразных групп беспозвоночных и микрофлоры как в надземной части деревьев, так и в ризосфере. Поэтому возможно более широкое толкование понятия «фитогенное поле», создаваемого в лесных экосистемах эдификаторами — древесными растениями.

Характерной особенностью функционирования любого растительного сообщества является непрерывное продуцирование органического вещества, контролируемое обеспеченностью организмов питанием. Однако детальные исследования, посвященные выявлению роли древесных растений в формировании питательного режима лесных северо-таежных экосистем и продуктивности нижних ярусов растительности в зависимости от биогеохимических потоков элементов, не проводились. Осознавая многофакторность влияния деревьев на растения нижних ярусов, в данной работе мы предприняли попытку оценить роль дерева в формировании продуктивности этих растений, сделав акцент на питательный режим северо-таежных экосистем.

Материал и методика

Объектами исследований послужили ельники кустарничково-зеленомошные и сосняки кустарничково-лишайниковые, произрастающие на подзолистых Al-Fe-гумусовых почвах на Кольском п-ове — зональные и наиболее распространенные в северной Фенноскандии типы еловых и сосновых лесов (Мелехов, 1961; Раменская, 1983). Главные лесообразующие породы здесь *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L. Учитывая выраженную пространственную гетерогенность лесных биогеоценозов, изучение проводили в их отдельных структурных частях — парцеллах, отличающихся друг от друга составом, структурой, свойствами своих компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена (Дылис, 1969).

Для ельников кустарничково-зеленомошных характерны 2 основные парцеллы: древесная (еловая кустарничковая) и межкроновая (кустарничково-зеленомошная). В структуре нижних ярусов доминируют зеленые мхи *Hylocomium splendens* (Hedw.) Brid. и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt и кустарнички — *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. Встречаются *Vaccinium uliginosum* L., *Deschampsia flexuosa* L., *Chamaepericlimenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn., *Solidago lapponica* With.

Для сосняков кустарничково-лишайниковых характерны древесные парцеллы (сосновая кустарничково-лишайниковая и сосновая лишайниковая), а также кустарничково-лишайниковая и лишайниковая, развивающиеся в межкроновых пространствах. В напочвенном покрове доминируют лишайники *Cladina mitis* (Sandst.) Hustich., *C. stellaris* (Opiz) Brodo, *C. rangiferina* (L.) Nyl. Встречаются *Cladonia uncialis* (L.) Wigg., *C. cornuta* (L.) Hoffm., *C. gracilis* (L.) Willd., *C. crispata* (Ach.) Flot., а также *Stereocaulon tomentosum* Fr. Из кустарничков доминируют *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium vitis-idaea*, встречаются *V. myrtillus* и *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. Незначительные площади заняты микрогруппировками зеленых мхов.

Для определения фитомассы травяно-кустарничкового и лишайниково-мохового ярусов в каждой микрогруппировке в межкроновых пространствах (М) закладывали учетные площадки размером 0.25 × 0.25 м в 5-кратной повторности. На площадках срезали весь напочвенный покров. Кустарнички разделяли на стебли и листья, мохообразные — на зеленые и бурые, но живые части. В подкроновых пространствах (одиночные деревья и группы деревьев) выделяли следующие местообитания (зоны): приствольные (ПЗ), середины (С) и края (К) кроны, области перекрывания крон (ОП). Для этого от стволов сосны и ели к межкроновым пространствам закладывали трансекты, на которых с помощью рамки размером 0.25 × 0.25 м отбирали напочвенный покров.

В указанных местообитаниях отбирали атмосферные выпадения с помощью специальных осадкоприемников и образцы органогенных горизонтов почв, в которых сосредоточены корневые системы нижних ярусов растительности. Образцы напочвенного покрова (кустарнички, мохообразные, лишайники, злаки) отбирали в конце вегетационного периода. Растительные образцы подвергали мокрому озолению в концентрированной HNO_3. Кислотность (pH) вод и почв определяли потенциометрически. Для определения доступных для растений соединений элементов образцы почв экстрагировали 1 M CH_3COONH_4 ($pH = 4.65$). Металлы (Al, Fe, Ca, Mg, K, Mn, Zn, Ni, Cu, Na) определяли методами атомно-абсорбционной спектрофотометрии, S — методом ионообменной хроматографии, NH_4 и P — колориметрически.

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ «STATISTICA 5.0». Обсуждаемые различия в размерах продуктивности в различных зонах влияния деревьев достоверны при $p < 0.05$.

Результаты

PICEA OBOVATA Ledeb.

Продуктивность растений нижних ярусов характеризуется значительной пространственной вариабельностью, обусловленной влиянием дерева-средообразователя — ели. Наиболее высокой продуктивностью отличается напочвенный покров, формирующийся в зоне наименьшего влияния деревьев — в межкроновых пространствах (кустарничково-зеленомошные парцеллы). Запас надземной фитомассы растений нижних ярусов колеблется от 0.6 до 0.8 кг/м^2 (табл. 1). В структуре фитомассы преобладают зеленые мхи и кустарнички (36 и 55 % соответственно). Среди кустарничков преобладает вороника. В формировании продукции доля зеленых мхов относительно невелика и составляет 12 %, тогда как доля кустарничков достигает 64 %, а луговика извилистого — 24 %. Масса фотосинтезирующих органов вороники и черники уступает массе ветвей этих кустарничков (отношения 0.9 и 0.2 соответственно), масса листьев и ветвей брусники сопоставима.

Фитомасса надземной части напочвенного покрова под одиночными деревьями значительно ниже, чем в межкроновых пространствах, и изменяется в широких пределах. Рассмотрим показатели продуктивности напочвенного покрова в области влияния одиночного дерева — ели, условно разделив древесную парцеллу на 3 зоны: приствольная зона, середина кроны и край кроны.

Относительно низкой надземной фитомассой (0.3 кг/м^2) и продукцией (0.07 кг/м^2) характеризуется приствольная зона. Это связано с незначительной фитомассой, формируемой зелеными мхами (0.01 кг/м^2). Также по сравнению с межкроновыми пространствами снижается масса вороники и черники. Вместе с тем существенно (по фотосинтезирующей массе почти в 7 раз) возрастает масса брусники. По участию в общей фотосинтезирующей массе брусника сопоставима с вороникой. В структуре массы черники и, особенно брусники, велика доля фотосинтезирующих органов: отношение массы фотосинтезирующих и многолетних органов возрастает по сравнению с межкроновыми пространствами до 2 раз у черники и 3 раз у брусники.

В зоне середины кроны фитомасса и продукция напочвенного покрова значительно выше (0.4 и 0.1 кг/м^2), чем в приствольных зонах, благодаря участию зеленых мхов и черники. Масса вечнозеленых кустарничков, напротив, снижается. В структуре фитомассы брусники и черники по сравнению с межкроновыми пространствами, так же как и в приствольной зоне, существенно (в 2 и 1.5 раза соответственно) возрастает участие фотосинтезирующих органов.

Несмотря на снижение массы кустарничков в зоне края крон, фитомасса растений нижних ярусов сопоставима с зоной середины крон или даже несколько выше (0.5 кг/м^2), что связано с увеличением массы *Pleurozium schreberi* (0.1 кг/м^2). Структура массы кустарничков (отношение массы фотосинтезирующих и многолетних органов) сопоставима с их структурой в межкроновых пространствах.

Самой низкой продуктивностью характеризуются растения нижних ярусов, формирующихся в области кооперативного влияния деревьев (от 0.21 до 0.33 кг/м^2). Зеленые мхи, фитомасса которых здесь существенно снижается по сравнению с зонами влияния одиночных деревьев (рис. 1), играют более значительную роль, чем под одиночными деревьями, в то время как участие вечнозеленых кустарничков резко снижается. В данных условиях доля *Pleurozium schreberi* намного выше, чем *Hyloco-*

ТАБЛИЦА 1

Запас и годичная продукция надземной фитомассы растений напочвенного покрова в ельниках кустарничково-зеленомошных, г/м^2

Представитель	Одиночные деревья			Группы деревьев			М, n = 6
	ПЗ, n = 3	С, n = 16	К, n = 9	ПЗ, n = 6	С, n = 16	ОП, n = 9	
Фотосинтезирующие органы (листья)							
Empetrum hermaphroditum	63 ± 20	48 ± 9	51 ± 9	36 ± 19	12 ± 3	25 ± 21	109 ± 38
Vaccinium vitis-idaea	45 ± 17	24 ± 4	26 ± 9	30 ± 11	19 ± 3	7 ± 2	12 ± 4
V. myrtillus	3 ± 1	26 ± 7	24 ± 6	27 ± 19	20 ± 5	25 ± 14	22 ± 9
Deschampsia flexuosa	1	13 ± 4	5 ± 2	15 ± 5	9 ± 3	11 ± 6	22 ± 3
Pleurozium schreberi	9 ± 4	60 ± 18	146 ± 52	130 ± 81	102 ± 21	82 ± 23	146 ± 57
Hylocomium splendens	0	112 ± 69	28 ± 9	27 ± 21	14 ± 11	16 ± 8	166 ± 38
Dicranum undulatum	18	7 ± 2	35 ± 18	36	6 ± 4	0	8 ± 8
Разнотравье	20 ± 9	21 ± 9	18 ± 4	19 ± 5	14 ± 4	8 ± 4	8 ± 3
Итого	159	311	333	320	196	174	493
Многолетние органы (ветви)							
Empetrum hermaphroditum	86 ± 25	93 ± 20	72 ± 12	71 ± 45	17 ± 5	37 ± 31	123 ± 41
Vaccinium vitis-idaea	26 ± 7	20 ± 4	34 ± 16	19 ± 6	17 ± 2	12 ± 3	15 ± 4
V. myrtillus	7 ± 3	71 ± 11	110 ± 26	92 ± 70	49 ± 9	59 ± 12	118 ± 21
Итого	119	184	216	182	83	108	256
Всего в фитомассе	278	495	549	502	279	282	749
В том числе по ярусам							
моховой	27	177	209	193	122	88	320
травяно-кустарничковый	251	318	340	309	157	194	429
Годичная продукция							
Empetrum hermaphroditum	15 ± 7	11 ± 2	15 ± 3	18 ± 2	4 ± 2	11 ± 6	53 ± 17
Vaccinium vitis-idaea	34 ± 12	17 ± 3	16 ± 6	17 ± 5	10 ± 1	6 ± 1	5 ± 1
V. myrtillus	3 ± 1	26 ± 7	24 ± 6	27 ± 19	20 ± 5	25 ± 14	22 ± 9
Deschampsia flexuosa	1	13 ± 4	5 ± 2	15 ± 5	9 ± 3	11 ± 6	22 ± 3
Разнотравье	20 ± 9	21 ± 9	18 ± 4	19 ± 5	14 ± 4	8 ± 4	8 ± 3
Зеленые мхи*	2	9	17	1	0	0	24
Всего	75	97	95	87	57	61	134
В том числе по ярусам							
моховой	2	9	17	1	0	0	24
травяно-кустарничковый	73	88	78	86	57	61	110

Примечание. В табл. 1—5: ПЗ — приствольные зоны, С — середина кроны, К— край кроны, ОП — область перекрывания крон, М — межкроновые пространства. В табл. 1, 2: n — выборка, * — определено расчетным путем.

mium splendens, тогда как в межкроновых пространствах их участие сопоставимо. Масса растений нижних ярусов и их продукция достигает максимальных значений в приствольных зонах, что обусловлено относительно высоким участием вороники и брусники. В структуре брусники и черники значительно увеличивается доля фотосинтезирующих органов по сравнению с межкроновыми пространствами.

Таким образом, продуктивность растений нижних ярусов зональных ельников кустарничково-зеленомошных характеризуется значительной пространственной вариабельностью, обусловленной влиянием деревьев-средообразователей.

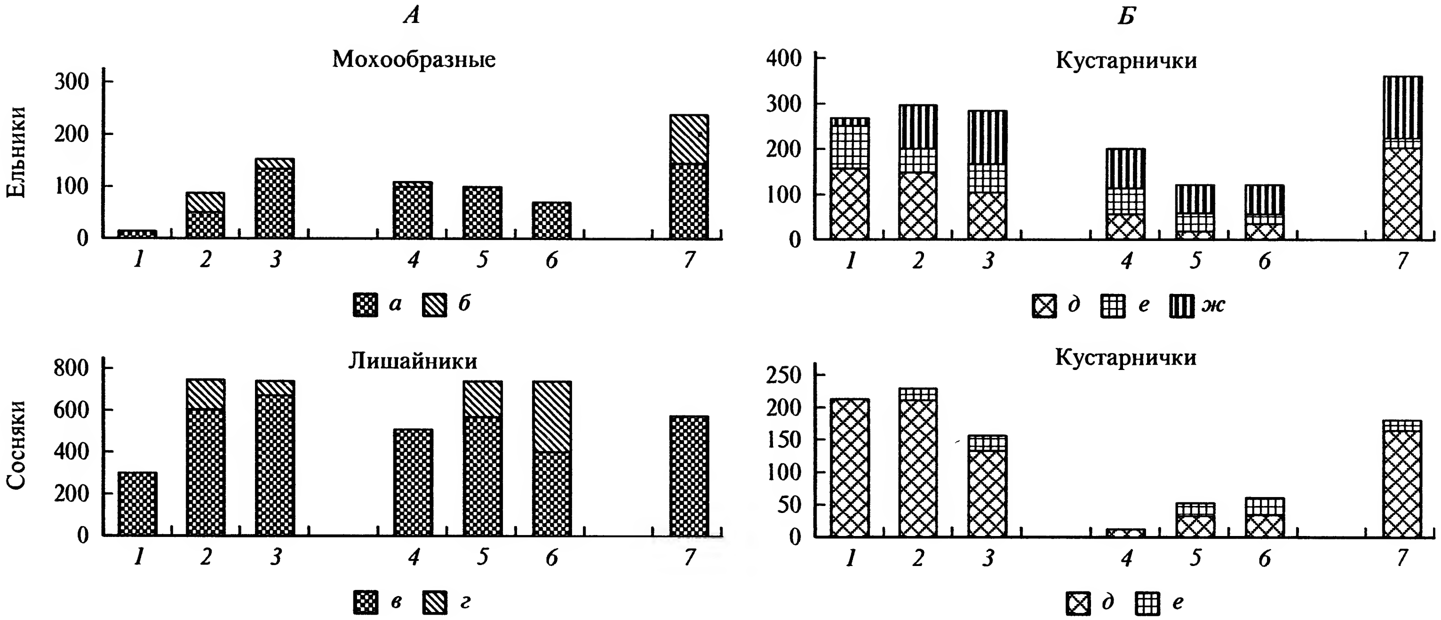


Рис. 1. Запас надземной фитомассы растений напочвенного покрова с атмосферной (*А*) и почвенной (*Б*) стратегиями питания с учетом пространственной гетерогенности лесных биогеоценозов.

По осям абсцисс: *а* — *Pleurozium schreberi*; *б* — *Hylocomium splendens*; *в* — виды рода *Cladina*; *г* — виды рода *Cetraria*; *д* — *Empetrum hermaphroditum*; *е* — *Vaccinium vitis-idaea*; *ж* — *V. myrtillus*. *1* — приствольная зона одиночных деревьев, *2* — середина крон одиночных деревьев, *3* — край крон одиночных деревьев, *4* — приствольная зона групп деревьев, *5* — середина крон групп деревьев, *6* — область перекрывания крон, *7* — межкроновое пространство; по осям ординат — запас фитомассы, г/м^2.

Мохообразные достигают наиболее высоких показателей фитомассы и годичной продукции в межкроновых и приуроченных к краям крон одиночных деревьев пространствах. Виды *Hylocomium splendens* почти полностью выпадают в приствольных зонах и под пологом групп деревьев. Виды *Pleurozium schreberi* распространены по всей площади, однако и для этого вида выявлены достоверные различия показателей первичной продуктивности между межкроновыми и приуроченными к краям крон одиночных деревьев пространствами, которым характерны максимальные запасы фитомассы и продукции, с одной стороны, и приствольными участками с минимальными показателями, с другой.

Кустарнички отличаются неоднозначными пространственными тенденциями изменения фитомассы. Вороника накапливает максимальную массу ассимилирующих и многолетних надземных органов и продуцирует максимальное количество органического вещества в межкроновых пространствах (0.2 кг/м^2), тогда как в области кооперативного влияния деревьев ее фитомасса и продукция достоверно ниже (от 0.02 до 0.06 кг/м^2). Масса надземных частей черники достоверно выше в межкроновых пространствах за счет многолетних надземных органов, тогда как пространственное распределение массы листьев не имеет таких различий. Достоверные пространственные различия в распределении надземной фитомассы и продукции брусники проявляются за счет массы ассимилирующих органов. Наибольшие значения этих показателей отмечены для подкроновых пространств (особенно приствольных зон), в межкроновых пространствах и областях перекрывания крон первичная продуктивность листьев брусники достоверно меньше.

Следовательно, формируясь при практически сопоставимом влиянии факторов среды (световой, гидротермический и питательный режимы), кустарнички по-разному реагируют на влияние дерева-средообразователя, что отражается на их способности продуцировать органическое вещество. Масса кустарничков древесных парцелл характеризуется существенной внутрипарцеллярной изменчивостью. Наиболее высокой продуктивностью отличаются вечнозеленые кустарнички, формирующиеся в приствольных зонах. Самой низкой продуктивностью характеризуются кустарнички, произрастающие в подкроновых пространствах, особенно в областях перекрывания крон деревьев.

Для надземной фитомассы *Deschampsia flexuosa* также характерны достоверные пространственные различия: максимальный запас приурочен к межкроновым пространствам, в подкроновых пространствах и одиночных, и групп деревьев фитомасса распределена довольно равномерно, исключая приствольные зоны (минимальные значения).

PINUS SYLVESTRIS L.

Как и в ельниках, значительная пространственная вариабельность фитомассы и продукции напочвенного покрова сосняков кустарничково-лишайниковых определяется влиянием дерева (табл. 2).

Надземная масса растений нижних ярусов в древесных парцеллах изменяется в широких пределах. Наибольшая (0.5 кг/м^2), по сравнению с межкроновыми пространствами (0.8 кг/м^2), фитомасса в приствольных зонах одиночных деревьев объясняется незначительной фитомассой лишайников, что может быть обусловлено агрессивностью стволовых вод, отличающихся высокой кислотностью и концентрацией элементов (Никонов, Лукина, 2000). Масса вороники, формирующейся в приствольных зонах, сопоставима с фитомассой этого кустарничка, произрастающего в межкроновых пространствах, а масса брусники ниже.

В зоне середины крон фитомасса напочвенного покрова достигает максимальных значений (1 кг/м^2) благодаря значительному возрастанию фитомассы лишайников. Наряду с увеличением массы возрастает и их разнообразие. Кроме видов рода *Cladina*, которые доминируют, значительную долю в структуре фитомассы приобретают виды рода *Cetraria*, которые по фитомассе превосходят кустарнички. Кроме того, значи-

ТАБЛИЦА 2

Запас и годичная продукция надземной фитомассы растений напочвенного покрова в сосняках кустарничково-лишайниковых, г/м^2

Представитель	Одиночные деревья			Группы деревьев			М, n = 6
	ПЗ, n = 3	С, n = 12	К, n = 9	ПЗ, n = 6	С, n = 12	КВ, n = 3	
Фотосинтезирующие органы (листья)							
Empetrum hermaphroditum	87 ± 48	56 ± 15	43 ± 10	11 ± 4	13 ± 5	12 ± 6	49 ± 9
Vaccinium vitis-idaea	2	8 ± 2	7 ± 2	1 ± 1	7 ± 1	9 ± 4	6 ± 1
Cladina	472 ± 113	655 ± 99	927 ± 222	646 ± 171	637 ± 149	777 ± 166	586 ± 106
Cetraria	0	605 ± 254	328 ± 83	0	734 ± 353	1006	0
Зеленые мхи	0	16 ± 8	5 ± 3	1	23	0	0
Итого	563	1340	1310	659	1414	1804	641
Многолетние органы (ветви)							
Empetrum hermaphroditum	191 ± 72	135 ± 59	95 ± 20	14 ± 8	29 ± 15	30 ± 18	83 ± 18
Vaccinium vitis-idaea	4	7 ± 1	9 ± 3	4 ± 1	9 ± 2	11 ± 3	7 ± 2
Итого	195	142	104	18	38	41	90
Всего в фитомассе	758	1482	1414	677	1452	1845	731
В том числе по ярусам							
лишайниковый	472	1276	1260	647	1394	1783	586
травяно-кустарничковый	286	206	154	30	58	62	145
Годичная продукция							
Empetrum hermaphroditum	50 ± 43	30 ± 7	22 ± 8	2 ± 2	11 ± 4	4 ± 1	32 ± 6
Vaccinium vitis-idaea	7	6 ± 1	8 ± 2	6 ± 2	12 ± 3	17 ± 5	5 ± 1
Лишайники*	3	7	7	5	7	6	6
Всего	60	43	37	13	30	27	43
В том числе по ярусам							
лишайниковый	3	7	7	5	7	6	6
травяно-кустарничковый	57	36	30	8	23	21	27

тельную фитомассу в данных условиях формируют зеленые мхи, представленные *Pleurozium schreberi*, вклад которых в фитомассу надземной части выше, чем вклад брусники. Масса вороники и брусники сопоставима с их массой в межкроновых пространствах.

В зоне края крон надземная фитомасса сопоставима с зоной середины крон. Фитомасса вороники ниже, чем в межкроновых пространствах, а масса лишайников и их разнообразие выше, чем в межкроновых пространствах.

Таким образом, минимальная фитомасса растений напочвенного покрова накапливается в приствольных зонах одиночных деревьев сосны. В подкроновых пространствах фитомасса значительно возрастает по сравнению с приствольными зонами и межкроновыми пространствами. Колебания запасов обусловлены изменением массы лишайников. Вариабельность размеров продукции напочвенного покрова в целом в большей степени связана с изменчивостью массы кустарничков, чем лишайников.

В области влияния биогрупп сосны фитомасса растений напочвенного покрова также характеризуется широким диапазоном колебаний. В приствольной зоне надземная фитомасса растений напочвенного покрова характеризуется минимальными значениями (0.5 кг/м^2). Доминирующая роль в формировании фитомассы принадлежит лишайникам. По сравнению с межкроновыми пространствами снижается фитомасса кустарничков и изменяется ее структура: увеличивается доля фотосинтезирующих органов. Продукция в приствольной зоне значительно ниже, чем в межкроновом пространстве, что связано с уменьшением доли кустарничков.

В зоне середины крон наблюдается тенденция увеличения фитомассы растений нижних ярусов (0.8 кг/м^2) по сравнению с приствольной зоной за счет возрастания массы лишайников, разнообразие которых возрастает. В целом масса надземной части в данных условиях сопоставима с фитомассой нижних ярусов межкронового пространства, однако в последнем случае более значительна доля вороники. Размеры продукции растений нижних ярусов ниже, чем в межкроновых пространствах, но выше, чем в приствольных зонах.

В зоне перекрывания крон фитомасса растений нижних ярусов и их продукция сопоставима с фитомассой и продукцией нижних ярусов, формирующихся в зоне середины крон. Фитомасса вороники значительно снижается по сравнению с зонами влияния одиночных деревьев, тогда как масса брусники может даже несколько возрастать.

Таким образом, в областях влияния групп деревьев, также как и под одиночными деревьями, минимальный запас фитомассы и самые низкие размеры продукции нижних ярусов отмечаются в приствольных зонах. Фитомасса нижних ярусов, формирующихся в подкроновых пространствах и в областях перекрывания крон, сопоставима с фитомассой межкроновых пространств, или даже выше, благодаря активизации лишайников. Однако размеры продукции в межкроновых пространствах в два раза выше, что связано с более высокой долей кустарничков, особенно вороники, характеризующихся относительно высокой скоростью продуцирования органического вещества по сравнению с лишайниками.

Выявляется различная реакция видов *Cladonia* и *Cetraria* на влияние сосны. Для видов *Cladonia* отсутствуют достоверные различия в запасах фитомассы между подкроновыми и межкроновыми пространствами. Сосна способствует значительному увеличению фитомассы в подкроновых пространствах за счет видов *Cetraria*, которые полностью выпадают в межкроновых пространствах и приствольных зонах.

Доминирующие в кустарничковом ярусе сосновых лесов вороника и брусника отличаются неоднозначными тенденциями пространственного распределения органического вещества. Вороника накапливает максимальную массу ассимилирующих и многолетних надземных органов и продуцирует максимальное количество органического вещества в межкроновых пространствах и под одиночными деревьями, тогда как в области кооперативного влияния деревьев ее фитомасса и продукция достоверно ниже. Фитомасса ассимилирующих и многолетних надземных органов брусники в приствольных участках достоверно меньше, чем во всех других позициях. В то же время продукция надземной части этого кустарничка достоверно наибольшая в зонах перекрытия крон.

Обсуждение

В соответствии со стратегией питания напочвенный покров в исследованных лесах слагают растения, которые могут быть разделены на 2 группы: 1) получающие элементы питания из атмосферы (мохообразные и лишайники); 2) поглощающие элементы питания из почвы (вечнозеленые и листопадные кустарнички, травянистые). Древесные растения, с одной стороны, трансформируют состав и кислотность атмосферных выпадений, определяя таким образом питательный режим и продуктивность растений, получающих элементы питания из атмосферы. С другой стороны, деревья влияют на питательный режим и продуктивность растений с корневой стратегией питания, регулируя питательный режим почв и конкурируя в поглощении элементов питания из почвы.

Представленные выше материалы позволяют отметить некоторые специфические особенности влияния ели и сосны на продуктивность видов нижних ярусов расти-

ТАБЛИЦА 3

Кислотность и концентрации элементов в дождевых атмосферных выпадениях (1994—1997 гг.)

Тип леса	Позиция	pH	Концентрация элементов, мг/л						
			Ca	Mg	K	NH_4	Mn	Zn	P
Ельники	ПЗ	3.8	4.70	1.10	28.00	24.00	0.40	0.05	1.95
	С	3.9	4.10	0.90	6.10	4.60	0.60	0.05	1.00
	К	5.2	4.81	1.20	6.80	5.04	0.69	0.08	0.71
	М	5.0	0.40	0.09	0.42	0.80	0.01	0.01	0.07
Сосняки	ПЗ	3.4	10.30	2.30	7.90	28.00	1.00	0.10	0.21
	С	4.3	1.50	0.40	1.20	2.00	0.10	0.02	0.10
	К	4.9	0.40	0.09	1.07	1.50	0.05	0.02	0.06
	М	5.0	0.11	0.03	0.17	0.84	0.01	0.03	0.03

ТАБЛИЦА 4

Химический состав лишайников и мохообразных, мг/кг

Жизненная форма	Позиция	Содержание элементов, мг/кг			
		P	Ca	K	Mg
Лишайники	ПЗ	499	3182	1166	797
	С	508	2149	1875	797
	М	438	995	1383	717
Зеленые мхи	ПЗ	2250	5186	10337	1354
	С	1566	5638	9296	1171
	М	1522	4192	1779	1074

тельности. Это влияние наиболее ярко демонстрируют мохообразные и лишайники, получающие элементы питания из атмосферы. Как правило, эти растения, произрастающие в древесных парцеллах, накапливают больше элементов питания благодаря их дополнительному поступлению с кроновыми и стволовыми водами (табл. 3). Разная реакция мохообразных и лишайников на влияние древесного полога, отражающаяся в способности продуцировать органическое вещество, связана, возможно, не столько с их специфической реакцией, сколько с характером дерева-средообразователя.

Лишайники в сосновых лесах положительно реагируют на влияние древесного полога, о чем свидетельствует увеличение их фитомассы и видового разнообразия. Одним из важнейших факторов этой положительной реакции является дополнительное минеральное питание, поступающее с кроновыми и стволовыми водами (табл. 4). Продуктивность лишайников сосновых лесов, формирующихся в подкроновых пространствах одиночных деревьев и в областях кооперативного влияния деревьев, а также их видовое разнообразие, выше, чем в межкроновых пространствах (рис. 1). Продуктивность лишайников и их разнообразие в подкроновых пространствах выше, чем в приствольных зонах, что, по-видимому, также связано с дополнительным притоком питательных элементов с подкроновыми водами, кислотность и концентрированность которых намного ниже, чем стволовых вод. Следует отметить, что под пологом сосны зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*) формируют более значительную массу, чем в межкроновых пространствах, что, так же как и в случае с лишайниками, можно связать с дополнительным поступлением элементов питания.

Picea obovata является более мощным средообразователем, чем *Pinus sylvestris*. Плотный и низкий еловый полог в более значительной степени ограничивает распространение солнечного света, чем высокий и ажурный сосновый. Крона ели отличается более выраженной способностью к аккумуляции пыли и аэрозолей благодаря большой поверхности. Кроме того, кроновые и стволовые воды ели значительно кислее и концентрированнее. Поэтому, несмотря на гораздо более существенное, чем под сосной, поступление элементов питания с атмосферными выпадениями под елью, положительная реакция зеленых мхов не обнаруживается. Напротив, один из доминирующих видов (*Hylocomium splendens*) проявляет явную отрицательную реакцию на влияние ели. Можно выделить, по меньшей мере, 2 причины угнетения зеленых мхов в древесных парцеллах: 1) агрессивный характер стволовых и подкроновых вод, отличающихся высокой кислотностью (Лукина, Никонов, 1998); 2) низкий уровень освещенности. Таким образом, действие такого положительного фактора, как дополнительный приход элементов питания с кроновыми и стволовыми водами, нивелируется агрессивностью этих вод, а также низкой степенью освещенности. Поэтому продуктивность зеленых мхов под пологом ели ниже, чем в межкроновых пространствах.

Зеленые мхи и лишайники проявляют видовую специфичность на влияние дерева, демонстрируя разную реакцию. Ель ингибирует продукционный процесс только у *Hylocomium splendens*, тогда как продуктивность *Pleurozium schreberi*, произрастающего в древесных и межкроновых парцеллах еловых лесов, может быть сопоставима. Сосна способствует значительному увеличению фитомассы лишайников в подкроновых пространствах за счет видов *Cetraria*, которые полностью выпадают в межкроновых пространствах.

Реакция кустарничков, представляющих группу растений с корневой стратегией питания, на влияние древостоев также обусловлена характером воздействия дерева-средообразователя, видом дерева-средообразователя и видовой спецификой самих кустарничков.

Наблюдается четко выраженная внутрипарцеллярная изменчивость параметров продуктивности кустарничков в древесных парцеллах, обусловленная характером воздействия дерева на питательный режим кустарничков. Поглощение элементов питания растениями с развитыми корневыми системами определяется: а) содержанием элементов в почве; б) дополнительным поступлением элементов с кроновыми и стволовыми водами; в) конкуренцией за корневое питание между деревом и кустарничками.

Как правило, кустарнички, произрастающие в приствольных зонах, обогащаются такими элементами питания, как кальций и марганец (рис. 2). Это явление корреспондируется с повышенными концентрациями данных элементов в органогенных горизонтах почв древесных парцелл (табл. 5), а также с дополнительным поступлением этих элементов с кроновыми и стволовыми водами (табл. 4). В то же время растения, произрастающие в подкроновых пространствах на краю крон (особенно крон елей), обедняются элементами питания, что объясняется ингибирующим действием на поглощение данных элементов алюминия, содержание которого в почвах возрастает (рис. 3).

Фитомасса кустарничков в зонах края и перекрывания крон, где в органогенных горизонтах почв увеличивается содержание обменного алюминия, а в растениях наблюдается снижение содержания кальция, магния и марганца, уменьшается. В зонах кооперативного влияния обычно также отмечается наибольшая концентрация сосущих корней деревьев (Маслов, 1983), поэтому может возрастать конкуренция деревьев за элементы питания. В приствольных зонах кустарнички формируют значительную фитомассу по сравнению с другими зонами древесных парцелл, что может быть связано с дополнительным поступлением элементов питания со стволовыми водами, их высоким содержанием в органогенных горизонтах почв и ассимилирующих органах этих растений.

Кустарнички демонстрируют более ярко выраженную реакцию на влияние ели, чем сосны. В еловых лесах эта реакция проявляется уже под одиночными деревьями, а в сосновых только в областях кооперативного влияния деревьев. Важным фактором, регулируемым древесными растениями в лесных биогеоценозах и определяющим

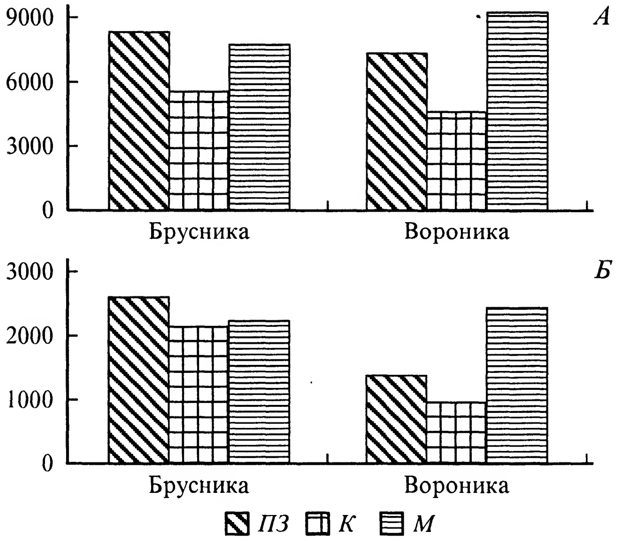


Рис. 2. Концентрация кальция (*А*) и марганца (*Б*) в листьях *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum hermaphroditum* в подкроновых и межкроновых зонах.

ПЗ — приствольная зона, *К* — край кроны, *М* — межкроновое пространство. По осям ординат — концентрация элемента, мг/кг.

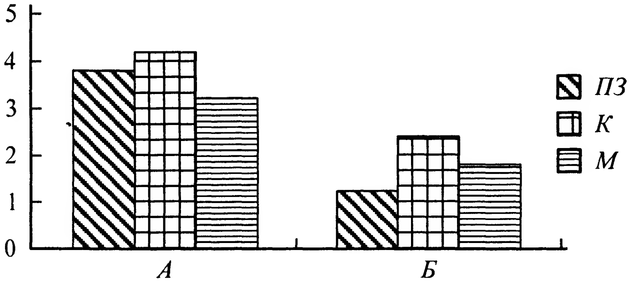


Рис. 3. Концентрация обменного алюминия в органогенных горизонтах почв сосновых (*А*) и еловых (*Б*) лесов.

ПЗ — приствольная зона; *К* — край кроны; *М* — межкроновое пространство. По осям ординат — концентрация алюминия, мг/кг.

ТАБЛИЦА 5

Кислотность и содержание доступных для растений соединений элементов в органогенных горизонтах почв еловых и сосновых лесов

Тип леса, выборка	Позиция	pH	Содержание элементов, мг/кг									
			Ca	Mg	K	Mn	Zn	Fe	Ni	Cu	P	S
Ельники (n = 11)	ПЗ	4.58	4933	321	918	1156	88	16	4.1	2.4	119	76
	С	4.16	2499	331	1063	517	46	12	3.4	1.9	152	152
	М	3.88	2297	413	918	435	34	7	1.4	4.1	128	125
Сосняки (n = 12)	ПЗ	4.12	1116	108	3131	78	10	11	1.4	0.9	37	69
	С	4.17	873	106	3031	90	10	15	1.2	1.3	41	61
	М	4.43	291	64	175	387	5	68	1.0	0.9	23	42

продукционный процесс у кустарничков, является интенсивность солнечного света. Вороника чаще всего проявляет отрицательную реакцию на воздействие древостоев, о чем свидетельствует снижение ее фитомассы в древесных парцеллах по сравнению с межкроновыми. Брусника в древесных парцеллах формирует более значительную фотосинтезирующую массу, чем в межкроновых пространствах. При недостатке освещенности относительно высокий уровень фотосинтеза может достигаться увеличением фотосинтезирующей массы. Возможно, это связано с известной способностью брусничных аккумулировать марганец, поскольку манганофилы могут компенсировать недостаток солнечной энергии, накапливая значительное количество сильных окислителей, содержащих марганец (Конова, Летунова, 1991). В листьях брусники древесных парцелл содержание марганца обычно выше, чем в межкроновых. Масса черники в подкроновых и межкроновых пространствах может быть сопоставима, но отношение массы фотосинтезирующих органов и ветвей этого кустарничка, принадлежащего к роду брусничных, обычно выше в древесных парцеллах.

Заключение

Представление о питательном режиме северо-таежных лесов подразумевает, что влияние деревьев-средообразователей ели и сосны на продуцирование растениями напочвенного покрова органического вещества обусловлено: а) характером воздействия (через изменение энергетического и вещественного потоков, корневую конкуренцию и т. д.); б) видовой принадлежностью; в) специфической реакцией видов напочвенного покрова на влияние дерева. В соответствии со стратегией питания напочвенный покров в этих лесах слагают растения, которые могут быть разделены на 2 группы: 1) растения, получающие элементы питания из атмосферы (мохообразные и лишайники); 2) растения, поглощающие элементы питания из почвы (вечнозеленые и листопадные кустарнички, травянистые).

Дополнительное поступление элементов питания с кроновыми и стволовыми водами может способствовать обогащению лишайников и мохообразных элементами питания. Так, под сосновым пологом благодаря этому продуктивность и разнообразие лишайников и мохообразных возрастает. Продуктивность мохообразных, особенно *Hylocomium splendens*, под еловым пологом, несмотря на их обогащение элементами питания, снижается, что обусловлено низкой степенью освещенности и более «агрессивным», чем под сосной, характером стволовых и кроновых вод. Виды *Pleurozium schreberi* проявляют более высокую устойчивость к влиянию деревьев, чем *Hylocomium splendens*.

Продуктивность кустарничков в зонах края и перекрывания крон, где в органогенных горизонтах почв увеличивается содержание обменного алюминия, а в растениях наблюдается снижение содержания кальция, магния и марганца, уменьшается по сравнению с межкроновыми пространствами. Другой причиной может быть возрастание конкуренции дерева за элементы питания, поскольку именно в этих зонах возрастает масса сосущих корней деревьев. В приствольных зонах кустарнички формируют значительную фитомассу по сравнению с другими зонами древесных парцелл, что может быть связано с дополнительным поступлением элементов питания со стволовыми водами, их высоким содержанием в органогенных горизонтах почв и ассимилирующих органах этих растений.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 00-04-49174, 00-05-64620, 00-04-49073).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дылис Н. В. Структура лесного биогеоценоза // Комаровские чтения. М., 1969. Т. 21. 28 с.
Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.

Конова Н. И., Летунова С. В. Марганец в биосфере (экологические аспекты). М., 1991. 144 с.

Лукина Н. В., Никонов В. В. Питательный режим северо-таежных лесов: природные и техногенные аспекты. Апатиты, 1998. 316 с.

Маслов А. А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке чернично-брусничном // Бот. журн. 1983. Т. 71. № 12. С. 1646—1652.

Мелехов И. С. Особенности лесов Кольского полуострова и пути их изучения // Леса Кольского полуострова и их возобновление. М., 1961. С. 5—18.

Никонов В. В., Лукина Н. В. Влияние ели и сосны на кислотность и состав атмосферных выпадений в северо-таежных лесах индустриально-развитого региона // Экология. 2000. Т. 31. № 2. С. 89—90.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. Т. 1. С. 251—254.

SUMMARY

The influence of spruce and pine trees on primary productivity of the lower layer in the light of concept of north-taiga nutrition status is considered. Particular emphasis is placed upon necessity of investigation of tree impact on lower layer plants depending on their nutritional strategy. It is shown that effect of spruce and pine trees on the lower layer has special features. In the pine forests primary productivity and diversity of plants with atmospheric nutritional strategy (lichens and mosses) are highest below the crowns where additional input of nutrients with stem and crown waters is observed. A decline in productivity of green mosses, especially *Hylocomium splendens*, below the spruce crowns is explained by low extent of lighting and by aggressive character of stem and crown waters. A decrease in productivity of plants with soil strategy of nutrition (dwarf shrubs) in zones of crown edges and crown overlap is connected with increase of exchangeable aluminium concentration in the soil and increase of a competition with trees for nutrients.

УДК 633.88:582.734.4:577.118

Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 8

© Е. П. Храмова,[1] В. П. Седельников,[2] К. П. Куценогий,[3]
Г. А. Ковальская,[4] О. В. Чанкина [5]

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЭЛЕМЕНТНОГО СОСТАВА СОВРЕМЕННЫХ И ИСКОПАЕМЫХ (ЭНЕОЛИТ) ОБРАЗЦОВ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (*ROSACEAE*)

E. P. KHRAMOVA, V. P. SEDELNIKOV, K. P. KOUTZENOGIJ, G. A. KOVALSKAYA, O. V. CHANKINA. COMPARATIVE STUDY OF ELEMENT COMPOSITION OF RECENT AND FOSSIL (BRONZE AGE) SPECIMENS OF *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (*ROSACEAE*)

[1, 2] Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: root@botgard.nsk.su
[3, 4, 5] Институт химической кинетики и горения СО РАН
Новосибирск, ул. Институтская, 32
E-mail: koutsen@ns.kinetics.nsc.ru

Поступила 19.05.2000
Окончательный вариант получен 09.06.2001

Представлены результаты мультиэлементного анализа современных и ископаемых (из захоронений эпохи энеолита) образцов *Pentaphylloides fruticosa*. Проведено сравнение химического состава ископаемых и современных растений Горного Алтая.

Ключевые слова: *Pentaphylloides fruticosa*, элементный состав, энеолит, Горный Алтай, Укок, Берель.

Пятилистник кустарниковый или курильский чай кустарниковый (*Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz) — представитель сем. *Rosaceae*. Это декоративный кустарник высотой до 1.5 м с золотисто-желтыми крупными цветками, расположенными обычно на концах веток. Вид встречается в Европе, на Кавказе, Урале, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Средней Азии и в Северной Америке. На большей части своего ареала курильский чай приурочен преимущественно к горам, где произрастает по долинам рек, разреженным лесам и редколесьям, пологим каменистым склонам.

В Горном Алтае курильский чай — широко распространенное растение, сообщества которого играют существенную роль во многих природных комплексах этого региона.

Курильский чай хорошо известен как лекарственное и пищевое растение (Шретер, 1975; Телятьев, 1987).

Благодаря высокой антибактериальной активности курильский чай издавна использовался человеком. Результаты археологических исследований показывают, что он часто встречается в древних захоронениях Горного Алтая.

На плоскогорье Укок в зоне покоя наибольшую известность получило погребение пазырыкской культуры на могильнике Верх-Кальджин 2. В могильной яме кургана обнаружены конструкции в виде сруба, в котором благодаря линзам мерзлоты сохранились уникальные материалы: высокохудожественные изделия из дерева, войлока, кожи, тканей. Кроме того, в слое вечной мерзлоты кургана сохранились мумия женщины с татуировками, жившей 2500 лет назад. Находка стала сенсацией века. Мировая печать назвала ее «Ледяной принцессой», «Принцессой Алтая» или «Леди Укок». В этом захоронении обнаружено значительное количество курильского чая, который использовался древним человеком в качестве подстилки при погребении лошадей (Полосьмак, 1994; Алтай..., 1999).

В высокогорном районе Восточного Казахстана, входящем в Алтайскую горную систему, в окрестности пос. Берель в могильной яме кургана № 11 на перекрытии сруба также обнаружен курильский чай. Погребение относится к 4 в. до н. э. (Кудабаева и др., 2000).

Цель работы заключалась в определении элементного состава растений из погребений и сравнении их с образцами современного курильского чая.

Материал и методика

Для исследования взяты сохранившиеся стебли курильского чая из 2 погребений и для сравнения — стебли современного курильского чая из 3 различных местообитаний Горного Алтая, собранные в фазу массового цветения в июле 1999 г. Приводим краткое описание местонахождений и местообитаний *Pentaphylloides fruticosa*.

Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский р-н: Плоскогорье Укок. Захоронение № 1 памятника Верх-Кальджин 2. Высота 2500 м над ур. м.; Восточный Казахстан. Окрестности пос. Берель. Захоронение № 11. Высота 1800—2000 м над ур. м.

Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский р-н. Юго-западный макросклон Курайского хребта. Бассейн р. Курайка, левый приток, на опушке лиственничника. Каменистый склон водотока. Почвы плохо выражены, галечник. Высота 1800—2000 м над ур. м. Юго-западный макросклон Курайского хребта. Верховье р. Ортолык. Субальпийский луг. Заросли *Pentaphylloides fruticosa* по пересохшему водотоку. Почвы горно-луговые, влажные. Высота 2100 м над ур. м.; Центральный Алтай, Онгудайский район. Окрестности с. Топуча. Низинный кустарниково-разнотравный луг в пойме р. Семы. Почвы луговые, влажные. Высота 1200 м над ур. м.

Для определения содержания элементов в стеблях современного курильского чая брали среднюю пробу с 20—30 особей из каждого местообитания. Образцы не промывали, высушивали в тени до воздушно-сухого состояния. Образцы растений из древних захоронений отобраны сотрудниками Института археологии и этнографии СО РАН (г. Новосибирск) и Института ботаники и фитоинтродукции МиН РК (г. Алматы, Казахстан) и предоставлены нам для исследования. Стебли курильского чая из захоронений тщательно очищали кисточкой от почвенной пыли, не промывали, измельчали, составляли средний образец массой не менее 100 г, из которого брали навеску.

Навеску воздушно-сухого сырья (1 г) измельчали в агатовой ступке. Затем образцы прессовали в форме таблетки диаметром 1 см, весом 20—30 мг. Определение элементов (всего 34) проводили методом рентгенофлуоресцентного анализа с использованием синхротронного излучения (РФА СИ) на станции элементного анализа в Институте ядерной физики СО РАН (накопитель ВЭПП-3). Возможности метода РФА СИ, конструкции станции и измерительного комплекса даны в работе (Барышев и др., 1986). Методика количественной обработки характеристических спектров образцов приведена в статье Г. А. Ковальской (2000).

Особенностью биологических образцов является содержание большого количества химических элементов с разбросом по концентрациям на несколько математических порядков, в том числе с весовым содержанием отдельных элементов порядка 10^{-6}—10^{-7} г/г. Метод РФА СИ позволяет одновременно проводить измерения большого количества элементов независимо от того, в форме какого конкретного химического соединения анализируемые элементы содержатся в образце. Использование синхротронного излучения позволяет определять следовые концентрации элементов в образцах массой в несколько миллиграммов.

Результаты и обсуждение

Результаты определения содержания элементов в растениях *Pentaphylloides fruticosa* представлены в таблице.

Анализ полученных данных показывает сходство элементного состава стеблей растений современного и обнаруженного в погребениях *Pentaphylloides fruticosa*. Однако в отличие от растений из захоронений в стеблях современного курильского чая не обнаружены Cr, Ge, Y, Nb, La, Th, Cl. Наличие указанных элементов, за исключением хлора, ранее было установлено нами в других органах современного курильского чая — листьях и цветках (Храмова и др., 2000). По-видимому, обнаружение элементов (Cr, Ge, Y, Nb, La, Th) в стеблях растений из захоронений связано с загрязнением образцов частичками праха несохранившихся органов растения (листьев и цветков) и почвенной пылью. Труднообъяснимым фактом остается высокое содержание хлора в образцах древних растений (на Укоке — 140 мг/кг, в Берели — 1058 мг/кг).

По содержанию химических элементов в современном курильском чае полученные нами результаты в основном согласуются с литературными данными для среднего состава растений (Вернадский, 1960; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Второва и др., 1995). В образцах растений из погребений отмечено повышенное содержание ряда элементов по сравнению с современным курильским чаем.

При рассмотрении содержания элементов в образцах *Pentaphylloides fruticosa* выяснилось следующее. Количество Ca в современных растениях и из погребений находится практически на одном уровне (см. таблицу). Содержание K в древних растениях в 10—30 раз меньше по сравнению с современными, что, возможно, объясняется тем, что соединения калия как щелочного металла хорошо растворимы в воде и легко выщелачиваются из растительных тканей. Однако по содержанию щелочного металла рубидия значительных различий у современного и древнего курильского чая не выявлено (см. таблицу). Известно, что средние (нормальные) соли рубидия более растворимы в воде по сравнению с солями калия. Однако двойные соли рубидия труднее растворимы, чем двойные соли калия. Способность к образованию таковых соединений у рубидия выше по сравнению с калием и выщелачиваться Rb из растительных тканей будет труднее (Вернадский, 1960).

Сравнение уровня накопления железа в стеблях современного курильского чая из разных местообитаний показало, что у растений из Юго-Восточного Алтая, произрастающих в чрезвычайно суровых условиях высокогорья и обладающих чертами ксерофитов, обнаружено повышенное содержание Fe (180 мг/кг) по сравнению с растениями, обитающими в менее суровых условиях Центрального Алтая (56 мг/кг). Содержание железа в ископаемых растениях курильского чая превышает на 1—2 математических порядка таковое в стеблях современных растений. Предположитель-

Содержание химических элементов в современных и ископаемых (энеолит) образцах *Pentaphylloides fruticosa*

Элемент*	Современные образцы			Образцы из энеолита	
	Юго-Восточный Алтай		Центральный Алтай	Юго-Восточный Алтай	Восточный Казахстан
	галечник	субальпийский луг	кустарниково-разнотравный луг	плоскогорье Укок	пос. Берель
K	1.7	2.7	2.0	0.09	0.2
Ca	1.7	2.1	1.2	1.7	1.9
Cl	—	—	—	1058	140
As	—	—	0.36	21.01	5.61
Bi	0.86	0.67	0.6	0.76	—
Br	5.33	9.5	3.31	9.19	3.03
Ce	23.58	28.87	22.04	47.31	77.56
Co	—	0.58	2.07	38.77	29.37
Cr	—	—	—	10.32	25.14
Cu	8.66	13.63	7.93	67.81	34.89
Fe	183	131	56	7687	8750
Ga	—	0.17	0.85	1.86	4.25
Gd	1.49	—	0.92	68.15	74.9
Ge	—	—	—	—	1.22
Hg	—	0.27	0.65	2.28	—
La	—	—	—	118.33	84.89
Mn	238	187	157	333	300
Mo	0.48	—	—	0.99	1.08
Nb	—	—	—	0.86	2.04
Ni	4.41	1.59	1.75	31.13	11.44
Pb	3.46	1.45	0.15	6.73	2.78
Rb	5.39	15.47	13.69	4.51	24.18
Se	0.2	0.38	0.35	0.99	0.71
Sm	—	—	—	15.84	5.11
Sr	38.44	39.26	50.49	125.5	120.66
Th	—	—	—	0.39	2.1
Ti	74	120	31	447	1350
U	—	0.31	—	0.65	0.81
V	40.6	40.1	29.7	93.4	28.7
W	0.49	1.03	0.69	4.16	0.55
Y	—	—	—	1.25	6.59
Zn	46.7	47.8	43.1	154.7	54.0
Zr	0.51	0.35	—	12.72	41.05

Примечание. *Содержание K и Ca приведено в %, остальных элементов — мг/кг воздушно-сухого веса; «—» — элемент не обнаружен.

но, это связано с образовавшимися окаменелостями на образцах ископаемых растений, которые возникают при замещении растительных тканей или осаждении на них фоссилизирующих веществ (Красилов, 1972). В качестве этих веществ могут выступать различные минералы: чаще — окислы железа, марганца, ферросульфиды, реже — сульфиды меди, цинка и др. Повышенное содержание Cu, Mn, Zn, Ti и некоторых других элементов в древних растениях отчасти можно объяснить образованием окаменелостей. Так, количество меди в стеблях современного курильского чая колеблется от 7.9 до 13.6 мг/кг в зависимости от местообитания. В образцах древних растений содержание Cu в 4—8 раз выше по сравнению с современными.

Содержание марганца в стеблях ископаемых растений курильского чая составляет 300—333 мг/кг, в современных образцах — 157—238 мг/кг. Известно, что содержание марганца в растениях зависит от режима увлажнения местообитания. По нашим данным, для современных образцов курильского чая наибольшее количество Mn (238 мг/кг) накапливается в стеблях растений, произрастающих в высокогорье на галечнике в Юго-Восточном Алтае при недостаточном увлажнении почвы, наименьшее (157 мг/кг) — на кустарниково-разнотравном лугу в пойме р. Семы в условиях переувлажнения. По-видимому, высокое содержание марганца в стеблях древних растений можно связать как с условиями их местопроизрастания, так и с образованием окаменелостей.

Содержание цинка в стеблях современного курильского чая и древнего из погребения в пос. Берель находится практически на одном уровне (43—54 мг/кг). По результатам ранее проведенных нами исследований (Храмова и др., 2000), в отличие от других химических элементов содержание цинка в курильском чае в меньшей степени зависит от условий произрастания. Однако в образцах из погребения на Укоке обнаружено значительное количество Zn (155 мг/кг сухого веса), что может быть также связано с образованием окаменелостей.

Уровень содержания титана в стеблях современного курильского чая не превышает избыточную (токсичную) концентрацию для растений по обобщенным данным А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас (1989). У растений из погребений этот элемент присутствует в значительно большем количестве, особенно в образцах из Берели (см. таблицу).

Содержание ванадия в образцах современных растений и из Берели находится в пределах 29.7—40.6 мг/кг на сухой вес. В стеблях растений из погребения на Укоке его количество составляет 99.4 мг/кг.

В современных растениях курильского чая содержание кобальта по сравнению с древними образцами меньше на 1—2 математических порядка (см. таблицу).

Содержание никеля в современных образцах зависит от местообитания растений. Концентрация этих элементов в древних растениях увеличивается в 10 раз (см. таблицу).

В стеблях растений из погребения на Урале отмечено высокое содержание ртути (2.28 мг/кг), а в образцах из Берели данный элемент не обнаружен. Стебли современного курильского чая, произрастающего на субальпийском лугу, накапливают до 0.27 мг/кг, на кустарниково-разнотравном лугу в окрестностях с. Топуча — до 0.65 мг/кг. Концентрация Hg в этих образцах курильского чая превышает на 1—2 математических порядка таковую в большинстве видов высших растений из фоновых местообитаний. Возможно, это связано с повышенным содержанием ртути в почвах центрального и Юго-Восточного Алтая (Мальгин, Пузанов, 1995).

Содержание стронция наиболее высоко в стеблях древних растений. У современного курильского чая количество элемента ниже в 2—3 раза (см. таблицу).

Содержание брома в стеблях курильского чая как современного, так и древнего не превышает 9.5 мг/кг. Наибольшее его содержание обнаружено у растений, произрастающих в Юго-Восточном Алтае на субальпийском лугу, и из погребения на Укоке.

В стеблях древних растений содержание циркония на 2 математических порядка выше (см. таблицу).

Скандий и иттрий по своим свойствам близки к редкоземельным элементам. Методика количественного определения скандия до конца еще не отработана; в данной работе проведенный анализ позволяет говорить только об его относительном содержании (больше—меньше). Больше скандия обнаружено в стеблях растений, произрастающих на галечнике, и в древних растениях из Берели. Иттрий содержится в ископаемых образцах курильского чая в пределах 1.25—6.69 мг/кг сухого веса, в современных — не обнаружен.

Определение в образцах курильского чая содержания таких редкоземельных элементов как лантан (La) и лантаноиды (церий — Ce, самарий — Sm и гадолиний — Gd) выявило, что максимальное их количество находится в древних растениях.

В современных растениях обнаружены только Ce и Gd в значительно меньшем количестве. Элементы из группы актиноидов (торий и уран) также в основном присутствуют в древних образцах.

Хотя селен и накапливается в стеблях современного курильского чая, в древних образцах его содержание в 3—4 раза выше (см. таблицу).

Хром содержится в стеблях ископаемых растений в таком значительном количестве, что превышает избыточную (токсичную) концентрацию (Кабата-Пендиас, X. Пендиас, 1989). В стеблях современного курильского чая данный элемент не обнаружен.

Содержание молибдена в образцах из погребений составляет 0.99—1.08 мг/кг, тогда как в современном курильском чае он обнаружен только в стеблях растений, произрастающих на галечнике в Юго-Восточном Алтае.

Содержание вольфрама в образцах современного курильского чая и древнего из Берели находится практически на одном уровне. В стеблях растений из погребения на Укоке количество данного элемента значительно выше (см. таблицу).

Германий (Ge) обнаружен только в образце из погребения в Берели. Содержание свинца во всех исследованных образцах не превышает фоновых значений.

Отмечено высокое содержание мышьяка в древних растениях, особенно из погребения на Укоке. В стеблях современного курильского чая данный элемент обнаружен только в образцах из Центрального Алтая (см. таблицу).

Содержание висмута в стеблях современного курильского чая и из погребения на Укоке находится практически на одном уровне. В ископаемых растениях из Берели Bi не обнаружен.

Ниобий в стеблях современного курильского чая не обнаружен. В ископаемых образцах его количество составляет 0.86—2.04 мг/кг на сухой вес, что по литературным сведениям соответствует типичному содержанию этого элемента у большинства видов высших растений (Кабата-Пендиас, X. Пендиас, 1989).

Заключение

Сравнение элементного состава *Pentaphylloides fruticosa*, произрастающего в Горном Алтае и взятого из погребений, относящихся к 4—5 в. до н. э., показало следующее. Элементный состав современных и древних растений курильского чая в целом совпадает, но при этом имеются значительные отличия в содержании отдельных элементов.

В отличие от древних растений в стеблях современного курильского чая не обнаружены Cr, Ge, Y, Nb, La, Th, Cl. Содержание Ca, Mn, V, Br, Rb в образцах современного курильского чая и из погребений находится на одном уровне. Содержание Fe, Ti, Co, Ni, Cu, Ga, Zr, Sm, Gd, As, Ce, Hg, Mo, Sr в курильском чае из погребений значительно превышает таковое в современных растениях. Возможно, это связано с фоссилизацией растений, геохимическими особенностями местообитания, загрязнением почвенной пылью, прахом несохранившихся частей или иными включениями проанализированных образцов древних растений. Содержание K в образцах из захоронений в 10—30 раз ниже по сравнению с таковым в современных растениях, что обусловлено, по-видимому, выщелачиванием этого элемента из растительных тканей.

Благодарности

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-03-32467).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алтай. Всемирное наследие. Горноалтайск, 1999. 67 с.

Барышев В. Б., Колмогоров Ю. П., Кулипанов Г. Н., Скринский А. Н. Рентгенофлуоресцентный элементный анализ с использованием синхротронного излучения // Журнал аналитической химии. 1986. Т. 41. Вып. 3. С. 389—401.

Вернадский В. И. Избранные сочинения. М., 1960. Т. 5. 422 с.

Второва В. Н., Маркет Б. Мультиэлементный анализ растений лесных систем экосистемы Восточной Европы // Изв. АН. Сер. биол. 1995. № 4. С. 447—454.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М., 1989. 439 с.

Ковальская Г. А. Количественная интерпретация результатов измерения интенсивности линий биологических образцов // Сибирский экологический журнал. 2000. Т. 7. № 1. С. 93—96.

Красилов В. А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток, 1972. 208 с.

Кудабаева Г. М., Нигматова С. А., Жамангара А. К. и др. Изучение растений из скифо-сакских погребений (пазырыкская культура) в Восточном Казахстане // Ботаническое ресурсоведение: достижения и перспективы развития. Матер. Междунар. науч. конф. Алматы, 2000. С. 33—34.

Мальгин М. А., Пузанов А. В. Ртуть в почвах Алтая // Сибирский экологический журнал. 1995. Т. 2. № 1. С. 60—73.

Полосьмак Н. В. Погребение знатной пазырыкской женщины на плато Укок // Алтаика. 1994. С. 3—10.

Телятьев В. В. Полезные растения Центральной Сибири. Иркутск, 1987. 400 с.

Храмова Е. П., Куценогий К. П., Шкель Н. М. и др. Элементный состав *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, произрастающего в Горном Алтае // Раст. ресурсы. 2000. Вып. 4. С. 59—67.

Шретер А. И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. М., 1975. С. 146—149.

SUMMARY

The results of the multielement analysis of *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz of the Bronze Age and the recent are submitted. A comparison has been made of the chemical composition of the ancient and the recent plants from the Mountainous Altai.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 8)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Epilobium × ludmilae Chemeris et A. A. Bobrov **nothosp. nov.**	143
Oenanthe hiepii Pimenov et Kljuykov **sp. nov.**	136
Seseli averyanovii Pimenov et Kljuykov **sp. nov.**	139
Vicia uralensis Knjasev, Kulikov et Philippov **sp. nov.**	92

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.893

© M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov

SYNOPSIS OF *UMBELLIFERAE* OF VIETNAM WITH DESCRIPTION OF TWO NEW SPECIES

М. Г. ПИМЕНОВ, Е. В. КЛЮЙКОВ. КОНСПЕКТ *UMBELLIFERAE* ВЬЕТНАМА С ОПИСАНИЕМ ДВУХ НОВЫХ ВИДОВ

Botanical Garden, Lomonossov Moscow State University
119899 Moscow, Vorobievy Gory, MSU
E-mail: pimenov@botgard.bio.msu.ru
Received 18.03.2002

32 species of the *Umbelliferae*, belonging to 18 genera, are recorded for the flora of Vietnam. Two species, *Seseli averyanovii* and *Oenanthe hiepii*, are described as new. Two others are indicated for Vietnam for the first time. For each species, accepted names and essential synonyms, as well as lists of localities are given.

Key words: plant taxonomy, angiosperms, *Umbelliferae, Oenanthe, Seseli*, Indo-China, Vietnam.

SE Asia in general, and Vietnam, in particular, do not belong to the regions with high biodiversity in the *Umbelliferae*, especially as compared with the adjacent Sino-Himalayan area. To *Umbelliferae* students this country is, however, of interest due to its border position near the southern limit of the temperate zone (Тахтаджян, 1978), which here has very complicated configuration. If *Hydrocotyloideae* are excluded, completely or partly (now there are numerous data in favour of the exclusion of this subfamily from the *Umbelliferae*), the North Vietnamese provinces neighbouring South China, together with N Laos and N Thailand, are the southern limits for many temperate Eurasian and Holarctic genera.

During last two decades intensive collections have been made, first in North Vietnam and later in whole country, by L. A. Averyanov and his Vietnamese colleagues, among whom H. T. Hiep was the most active. Their records well augment the previous, mainly French, data on the local flora.

As far as the *Umbelliferae* are concerned, treatments based on French collections, have been published by H. Chermezon (1921, 1923) and M.-L. Tardieu-Blot (1967). The latter enumerated and described 16 genera and 26 species, including the cultivated *Anethum graveolens*. Pham-hoang Ho (1992) listed 36 species, including 11 cultivated. Our modern inventory yields 18 genera and 33 species, with two newly described species, but without *Anethum*. If compared with the data on Laos (more poorly investigated, 9 genera, 10 species), Thailand (11 genera, 15 species, see Hedge, Lamond, 1992), Philippines (10 genera, 15 species) and Indonesia (14 genera, 29 species) Umbelliferous flora in Vietnam appears to be quite diverse. It looks, however, very impoverished when compared witht Yunnan (51 genera and 255 species of the *Umbelliferae*), Sichuan (52 genera and 275 species), and even Guizhou (27 genera, 72 species).

Among Vietnamese *Umbelliferae* s. l., *Hydrocotyle* is the largest genus (10 species, together with the allied *Centella* comprising 33.3 % of the species), followed by *Oenanthe* (5 species), *Pimpinella* and *Sanicula* (both with two species). All the remaining genera are monospecific in Vietnam. *Angelica, Bupleurum, Cnidium* s. str., *Heracleum, Oreocome*, and *Pternopetalum* have their southern (and some also their eastern) limits in Vietnam.

An annotated checklist of the wild *Umbelliferae* of Vietnam, based on all available publications, studies of herbaria in P and LE, and especially on the most recent Northern-Vietnamese collections of L. V. Averyanov, H. T. Hiep and their colleagues is presented below. These last collections, asterisked in text, were made in the regions, previously unavailable for investigation. Two species are described as new (from the genera *Oenanthe* and *Seseli*). Two others (*Cryptotaenia japonica* and *Oenanthe rosthornii*) are indicated for Vietnamese flora for the first time.

Angelica L.

A holarctic genus with 110—115 species, having its diversity centre in Eastern Asia. In Vietnam 1 sp., belonging to the peculiar section *Porphyroscias* (Miq.) Gorovoy and possessing some unusual characters for genus (broad mericarp commissure etc.). It is distributed from the southern part of the Russian Far East and Japan to Indo-China (Vietnam).

1(1). *A. decursiva* (Miq.) Franch. & Savat. 1875, Enum. Pl. Jap. 1 : 187; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 72, tab. 10, 11; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 608, tab. 5363. — *Peucedanum decursivum* (Miq.) Maxim. 1886, Bull. Acad. Sci. St. Pétersb. 31 : 52, Cherm., 1923, in Lecomte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1153.
Loc. class.: Japan («sine loco»). Type: («Siebold») — L!
Distribution: Quang Yen: Dong Dang; Lang Son: Na Quan.

Apium L.

A genus of 31 species, having a pluriregional area and probably polyphyletic. In Vietnam 1 sp., cultivated as a vegetable and sometimes becoming wild.

1(2). *A. graveolens* L. 1753, Sp. pl.: 264; Cherm., 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1143; Craib, 1931, Fl. Siam. Enum. 1 : 54; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 43; Hedge & Lamond, 1992, in Fl. Thailand 5, 4 : 452; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 603, tab. 5349.
Loc. class.: Europe («In Europae humestis, praesertim maritimis»). Type — BM — Hb. Clifford.
Distribution: Thua Thien: Hue.
Cult.

Bupleurum L.

Mainly a Eurasiatic genus, the second in the family in species number (185—195 sp.). The only Vietnamese species, which is annual or biennial, has a Sino-Himalayan area. Its correct name was till recently a matter of discussion (is *B. tenue* Buch.-Ham. the correct name or it is to be replaced?). We adopt here the most widely accepted version.

1(3). *B. hamiltonii* N. P. Balakr. 1967, J. Bombay Nat. Hist. Soc. 63 : 328; Sheh MengLan, 1986, in Fl. Xizang 3 : 457; P. K. Mukh. & Constance, 1993, Umbell. India: 56. — *B. tenue* Buch.-Ham. ex D. Don, 1825, Prodr. Fl. Nepal.: 182, non Salisb. (1796); Cherm., 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1142; Craib, 1931, Fl. Siam. Enum. 1 : 788; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 38, fig. 5; Hedge & Lamond, 1992, in Fl. Thailand 5, 4 : 451; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 603, tab. 5347. — *B. chevalieri* Cherm., 1921, Bull. Soc. Bot. Fr. 68 : 510, fig. 135; Cherm., 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1142.
Loc. class.: Nepal («Nepalia, Narainhetty»). Type («Buchanan-Hamilton») — BM.
Distribution: Khanh Hoa: Nhatrang; Haut Donnai: Dalat, Dran, Lang, Anh, Dankia; Lam Dong: Lac Duong.

Centella L.

The genus belongs to the *Hydrocotyloideae* (or the separate family *Hydrocotylaceae*); its area is mainly tropical and South temperate down to the Antarctic islands. The number of species is 53. The only Vietnamese species is widely distributed in tropical countries.

1(4). *C. asiatica* (L.) Urban, 1879, in Mart. Fl. Brasil. 11, 1 : 287; Cherm., 1921, Bull. Soc. Bot. Fr. 68 : 517; Cherm., 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1134; Craib, 1931, Fl. Siam. Enum. 1 : 786; Hiroe, 1962, Dansk Bot. Arkiv 20 : 193; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 24, tab. 2, fig. 1—5; Hedge & Lamond, 1992, in Fl. Thailand 5, 4 : 447, fig. 97(7); Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 598, tab. 5322. — *Hydrocotyle asiatica* L. 1753, Sp. pl.: 234; C. B. Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2 : 668; Elmer, 1909, Leafl. Philip. Bot. 2 : 628; Ridl. 1922, Fl. Mal. Pen. 1 : 869.
Loc. class.: India. Type (N 3325) — LINN.
Distribution: Lao Cai: Pho Lu; Hadong: Hanoi; Hai Phong: Cat Hai; Kien An: Haiphong; Nam Dinh: Nam Dinh; Ninh Binh: Phu Nhac; Thua Thien: Hue, Tourane; Khanh Hoa: Nhatrang; Phan Rang: Dalat; Bien Hoa: Giaray; Gia Dinh: Saigon; Kon Tum: between Mang Khen and Dak Polo; Quang Ninh: Thanh Lan; Lam Dong: Klong Lanh, Da Chay.

Cnidium Cusson ex Jussieu

Reduced in size as a result of recent critical revision, *Cnidium* numbers 6 species in Eurasia and N. America. The only Vietnamese species is a weedy annual, its natural (?) area Eastern Asia.

1(5). *C. monnieri* (L.) Cusson ex Juss., 1787, Mém. Soc. Nat. Med. Paris: 280; Hiroe, 1958, Umbell. Asia 1 : 150; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 62, tab. 9, 11; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 606, tab. 5358. — *Selinum monnieri* L., 1755, Amoen. Acad. 4 : 269; Cherm., 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1151. 503, tab. 17, fig. 1.
Loc. class.: South France (weed).
Distribution: Bac Kan: Cho Moi; Phu Tho: Phu Tho; Thuyen Quang: Phu Doan; Thai Nguyen: Cho Moi; Haiphong: Hanoi, Haiphong; Nam Dinh: Nam Dinh; Ninh Binh: Tho Mat.

Coriandrum L.

C. sativum is cultivated as vegetable in numerous countries, including Vietnam. It usually escapes from cultivion.

1(6). *C. sativum* L., 1753, Sp. pl.: 256; Cherm., 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1156; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 602, tab. 5346.
Loc. class.: Europe («In Italiae agris»). Type (N 361/1) — LINN.
Cult.

Cryptotaenia DC.

A small genus (6 species) with large, disjunctive area (Eurasia, N. America, Africa, Oceania). It has not previously been indicated for Vietnam. The only Vietnamese species is widespread in Eastern Asia (from Sakhalin to Vietnam). It is used as a salad vegetable, and its new locality could a result of this.

1(7). *C. japonica* Hassk., 1856, Retzia 1 : 113. — *C. canadensis* (L.) DC. var. *japonica* (Hassk.) Makino, 1907, in Iinuma, Somoku-dzusetsu, 3rd ed. 1 : 379. — *Deringa japonica* (Hassk.) Koso-Pol., 1916, Monit. Jard. Bot. Tiflis 11 (1915) : 139; Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Nat. Mosc., s. n. 29 : 136. — *C. canadensis* (L.) DC. subsp. *japonica*

(Hassk.) Hand.-Mazz., 1933, Symb. Sin. 7, 3 : 713; Shan_RenHwa, 1940, Sinensia 11, 1—2 : 153.

Loc. class.: Japan.

Distribution: Ha Giang: Ngan Chai (*).

Eryngium L.

The largest (250—260 ssp.) *Umbelliferae* genus with maximum diversity in the New World. The only Vietnamese species is adventive, probably of American origin; it is widely distributed in the tropics, and is not closely related to other Asian species.

1(8). *E. foetidum* L., 1753, Sp. pl.: 232; Cherm, 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1140; Craib, 1931, Fl. Siam. Enum. 1 : 188; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 28, tab. 11, fig. 4; Hedge & Lamond, 1992, in Fl. Thailand 5, 4 : 449, tab. 97, fig. 8; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 601, tab. 5342.

Loc. class.: Mexico («Hortus Upsaliensis, orig. trop. Mexico»).

Distribution: Ha Coi: Taai Wong Mo Shan; Than Hoa: Nuc Son; Phu Tho: Phu Tho; Ninh Binh: Yen Doi; Nhatrang: Long Cao; Phan Rang: plateau Lang Bian; Bien Hoa: Giaray; Kon Tum: Mang Khen.

Heracleum L.

A holarctic genus with 115—120 species and two isolated maximum biodiversity areas — the Caucasus, and SW China. The only Vietnamese species belongs to the second of the above-mentioned centres and is also distributed in the Chinese provinces of Sichuan, Guizhou, Yunnan, Guangsi Zhuang A. R., and in Laos.

1(9). *H. bivittatum* H. Boissieu, 1903, Bull. Herb. Boiss., 2 ser. 10 : 855; Cherm., 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1155; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 66, tab. 10, 11; Phâmh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 607, tab. 5360.

Loc. class.: China («Yunnan, montagne Menguen»). Type («Bons d'Anty») — P.

Distribution: Lao Cai: Muong Sen a Lao Cai, Chapa, Phong Tho; Cao Bang: Nguyen Binh (*), Yen Lac (*).

Hydrocotyle L.

In all there are approximately 120—130 species of *Hydrocotyle*, although the number is not known exactly due to the absence of a modern taxonomic revision. It is the largest *Umbelliferae* genus in Vietnam. *Hydrocotyle* has a pantropical area of distribution. Two species (*H. chevalieri* and *H. petelotii*) are endemic.

1(10). *H. batrachium* Hance, 1862, Ann. Sci. Nat., 4 ser. 18 : 220; Maxim. 1886, Bull. Acad. Sci. St. Pétersb. 31 : 462; Kao MunTsuen, 1993, Fl. Taiwan, 2 ed., 3 : 1024, tab. 512. — *H. rotundifolia* Roxb. ex DC. var. *batrachium* (Hance) Cherm., 1921, Bull. Soc. Bot. Fr. 68 : 508. — *H. sibthorpioides* Lam. var. *batrachium* (Hance) Hand.-Mazz. ex Shan RenHwa, Sinensia 7 : 480; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 15, tab. 1, fig. 12—15.

Loc. class.: China («In locis irriguis ad Whampoam»). Type («Hance, 7431») — K ?.

Distribution: Hadong: Hanoi; Tonkin occid.: Lang Bac; Lang Bian.

2(11). *H. chevalieri* (Cherm.) Tard.-Blot, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 13, tab. 2, 11; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 598, tab. 5323.

Loc. class.: Viet-Nam («Prov. de Laokay: route de Muong Xen a Chapa»). Type («Chevalier, 29373») — P.

Distribution: Lao Cai: Muong Xen a Chapa.

3(12). *H. craibii* Eichler, 1987, Feddes Repert. 98, 3—4 : 146. — *H. shanii* Boufford, 1990, Acta Phytotax. Sin. 28, 4 : 331. — *H. chinensis* auct. non L.: Craib, 1911, Kew Bull. 1911 : 58; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 16; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 598, tab. 5324.
Loc. class.: China («Yunnan, Mengtze»). Type («A. Henry, 10244»).
Distribution: Cao Bang: Nam Kep a Tien Tuc; Hoa Binh: Muong Mua; Sonla: Moc Chau; Lam Dong: Da Chay.

4(13). *H. javanica* Thunb., 1798, Dissert. Bot. Hydrocotyle: 3, 6, N 17, fig. 4; Hiroe, 1958; Umbell. Asia 1 : 8; Hedge & Lamond, 1992, in Fl. Thailand 5, 4 : 444, fig. 97(3); Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam, 2 1 : 599, tab. 5325. — *H. nepalensis* Hook., 1822, Exotic Flora 1: tab. 30, Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 21, tab. 3, fig. 1—3.
Loc. class.: Indonesia («In insula Java»). Type («Thunberg») UPS.
Distribution: Langson: Kang Nay; Ha Noi: Bavi; Hai Phong: Cat Hai Cat Ba; Sontay: Mt. Bavi; Hoa Binh: Ke Son, Hoa Binh; Ninh Binh: Kuk Phyn; Thai Nguyen: Binh Long; Nhatrang: Nhatrang; Haut Donai: Lang Anh; Kontum: Mang Lum a Tu Inh; Gialai-Kontum: Kbang Tram Lap; Phanrang: Dalat.

5(14). *H. petelotii* Tard.-Blot, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 10, tab. 1, fig. 1—5; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 599, tab. 5326.
Loc. class.: Viet-Nam («Prov. de Lao Kay: Chapa»). Type («Petelot, 7074») — P.
Distribution: Lao Cai: Chapa.

6(15). *H. pseudosanicula* H. Boissieu, 1909, Bull. Soc. Bot. France 56 : 348; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 22, tab. 1, fig. 16, 17; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 599, tab. 5327.
Loc. class.: Laos («Bassin d'Attopeu»). Type («Harmand, 1394») — P!
The distribution in Viet-Nam requires confirmation.

7(16). *H. siamica* Craib, 1911, Kew Bull. 1911 : 58; Cherm., 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1137, fig. 135; Craib, 1931, Fl. Siam. Enum. 1 : 787; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 12; Hedge & Lamond, 1992, in Fl. Thailand 5, 4 : 445; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 600, tab. 5328.
Loc. class.: Thailand («Chiengmai, Doi Sootep, 1200—1650 m.»). Type («Kerr, 670»).
Distribution: Lao Cai: Chapa; Kon Tum: Ngoc Linh mountain system.

8(17). *H. sibthorpioides* Lam., 1789, Encycl. Method. Bot. 3 : 153; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 14; Hedge & Lamond, 1992, in Fl. Thailand 5, 4 : 446; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 600, tab. 5329. — *H. rotundifolia* Roxb. ex DC., 1830, Prodr. 4 : 64; Cherm., 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1137.
Loc. class.: Mauritius («Ile de France»). Type («Sonnerat») — P: Herb. Lamarck.
Distribution: Hai Ninh: Lung Van; Hadong: Hanoi, Nam Dinh; Cao Bang: Lung Sam (*); Quang Yen: Ounbi; Tonkin merid.: Vo Xa; Thua Thien: Hue; Quang Nam: Tourane; Lang Bian: Thu Dau; Lam Dong: Da Chay.

9(18). *H. tonkinensis* Tard.-Blot, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 18, tab. 3, fig. 4—6; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 600, tab. 5340.
Loc. class.: Viet-Nam («Prov. de Laokay: Ta Yang Ping»). Type («Petelot, 7614») — P.
Distribution: Lao Cai: Ta Yang Ping; Cao Bang (*).

10(19). *H. wilfordii* Maxim., 1887, Bull. Acad. Sci. St. Pétersb. 31 : 45; Cherm., 1921, Bull. Soc. Bot. Fr. 68 : 509; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 601, tab. 5341.
Loc. class.: Japan («Japonia, Hakodate»). Type («K. Maximowicz») — LE.
Distribution: Sontay: Mt. Bavi.

Oenanthe L.

A genus with a wide distribution in Eurasia, America and Africa. The local species belong to the East-Asian type of are, one of them being new and endemic. In all, *Oenanthe* numbers 41 species.

1(20). *O. dielsii* H. Boissieu, 1906, Bull. Acad. Geogr. Bot. 16 : 184; Tardieu, 1967, in Fl. Camb. Laos et Viet. 5 : 60, tab. 8, 9, 11; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 605, tab. 5354.

Loc. class.: China («Pinfa»). Type («Cavalerie, 240») — P.

Distribution: Lao Cai: Chopa, Phong Tho.

2(21). **Oenanthe hiepii Pimenov et Kljuykov sp. nov.**

Plantae perennes, omnino glabrae. Rhizomae fortasse repentes cum radicibus adventivis. Cauli ad 30 cm alt., leviter costati, in parte superiore ramosi. Folia petiolata, vaginis minoribus, laminis 10—12 cm lg., 4—6 cm lt., ovato-lanceolatis, tripinnatisectis, segmentis primariis petiolulatis, lobis terminalibus 5—10 mm lg., 3—4 mm lt., rhomboideis vel ovatis, non profunde incisis, margine denticulatis. Umbellae 8—10-radiatae, radiis tenuibus, angulato-costatis, inaequalibus, 1—2.5 cm lg. Involucrum nullum. Umbellulae 12—14-radiolatae, radiolis tenuibus, inaequalibus, 2—5 mm lg., teretibus, involucelli phyllis 3—5, anguste linearibus, brevibus, herbaceis, integris. Dentes calycini breves, subulati vel triangulati. Petala ignota. Fructus cylindracei, 3.2—3.3 mm lg., 1.5 mm in diam., in mericarpia aegre discedentes. Stylopodia fere inconspicia, styli tenues, ad 0.7 mm lg., dorso reflexi. Mericarpia dorso ambitu rectangularia, laevia, straminea, jugis dorsalibus brevibus dilutis, valleculis bruneis; sectione transversali triangulata, jugis dorsalibus brevibus, marginalibus crassis, spongioso-incrassatis, triangulatis, obtusis. Exocarpium e cellulis minutis, interruptum prope extremitates distalibus jugorum marginalium. Commissura lata. Mesocarpium in jugis e cellulis latis aerenchymis, membranis vix lignescentibus, fissuratim porosis, in parte interiore sclerenchymaticum, e cellulis minutis, membranis lignescentibus. Fasciculi conductorii jugati cum strato sclerenchymatico coaliti, subinconspicui. Vittae in strato sclerenchymatico immersae, valleculares solitariae, commissurales 2—4. Endospermium ventre planum (fig. 1, 2).

Typus: N. Vietnam, prov. Lai Chau, about 50 km downstream along Black river (Song Da), from Lai Chau town (N 22°03′ E, E 103°09′) to Nam Ma village (distr. Sin Ho). Open shale and limestone rocks on steep slopes of the river at elev. about 220 m. Terrestrial forb up to 0.4 m hg on open wet sandy place along river side. No NTH 2730 24 May 1999. N. T. Hiep, P. H. Hoang, Averyanov L. (HN, LE).

3(22). *O. javanica* (Blume) DC., 1830, Prodr. 4 : 138; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 56, fig. 8; Hedge & Lamond, 1992, in Fl. Thailand 5, 4 : 463; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 605, tab. 5353. — *Sium javanicum* Blume, 1826, Bijdr. Fl. Ned. Ind.: 881. — *O. stolonifera* DC. 1830, Prodr. 4 : 138; Cherm., 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1149. — *O. benghalensis* Roxb. ex Benth., 1867, in Benth. & Hook. f., Gén. Pl. 1 : 906; Cherm., 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1148, fig. 136.

Loc. class.: Indonesia («In paludosis Javae ubi dicitur Tespong»). Type — L?

Distribution: Lang Son: Lang Son; Cao Bang: Pia Ouac; Bac Giang: Lang Met, Phu Lang Tuong; Hoa Binh: Lang Neo; Tuyen Quang: Tuyen Nguyen; Sontay: Than Moi, Tu Phap; Haiphong: Hanoi; Ninh Binh: Hue; Thua Thien: Hue; Quang Nam: Tourane; Cholon: Saigon; Kontum: Ngoc Linh mountain system; Lam Dong: Da Chay.

4(23). *O. linearis* Wall. ex DC. 1830, Prodr. 4 : 138; Cherm., 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1149; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 58, tab. 9; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 605, tab. 5355.

Loc. class.: Nepal («In agris orizaceis vallis Nepaliae»). Type («N. Wallich, 586») — G-DC!

Distribution: Haiphong: Hanoi; Lang Bian: Dran, Ninh Thuan; Phan Rang (Lam Dong ?): Dalat, Klong Lanh.

5(24). *O. rosthornii* Diels, 1901, Engl. Bot. Jahrb. 29 (Fl. Centr. China): 498; Shan_RenHwa, 1941, Sinensia 12 : 167; Wu_ZhengYi (ed.), 1984, Index Fl. Yunnan. 1 : 918; Wang_TiehSeng, 1985, in Fl. Reip. Pop. Sin. 55, 2 : 204, tab. 81, fig. 5—7; Yang_MingZhu, 1989, in Fl. Guizhou 4 : 387, tab. 137, fig. 4—5. — *O. javanica* (Blume) DC. subsp. *rosthornii* (Diels) Pu_FaTing, 1998, Novon 8, 1 : 70.

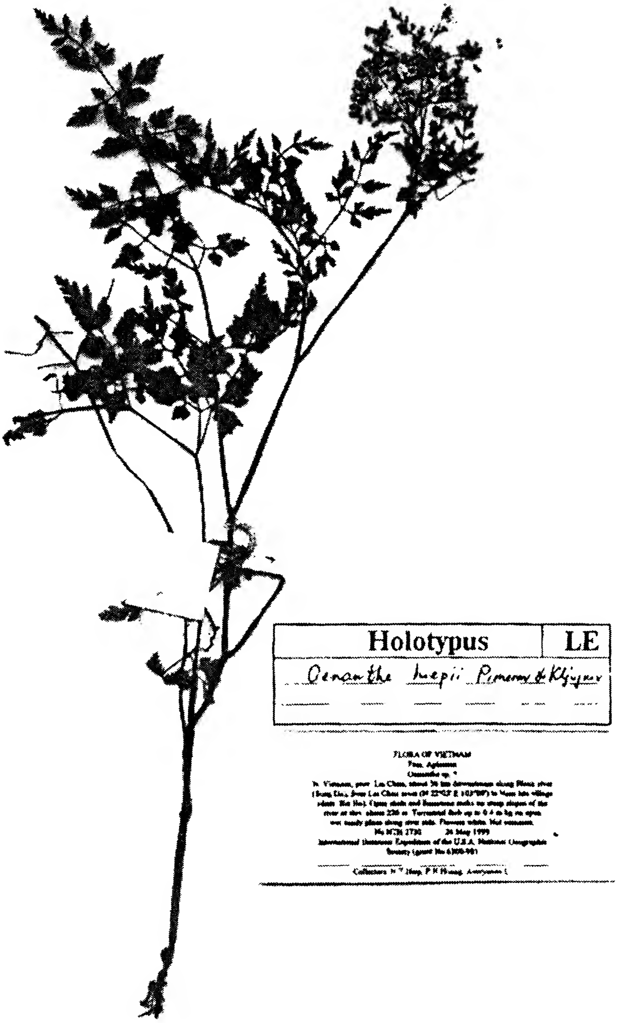


Fig. 1. *Oenanthe hiepii* Pimenov et Kljuykov (type specimen).

Loc. class.: Southern China (Ping-fa). Type (neo) («J. Cavalerie, 176») — E.

Distribution: Cao Bang: Nguyen Binh (*).

New for Vietnam. Outside the country, this species is distributed in Central, SW, and S China. It is closely related to *O. javanica*, differing mainly in leaflet shape and size.

Oreocome Edgew.

This recently restored Sino-Himalayan genus (Pimenov et al., 2001) has 6 species. The only Vietnamese species is distributed as far as Nepal and the Indian state of Uttar Pradesh; it is the most lowland representative of *Oreocome*.

1(25). *O. striata* (DC.) Pimenov & Kljuykov, 2001, Willdenowia 31, 1 : 115. — *Ligusticum striatum* DC. 1830, Prodr. 4 : 158; Hiroe, 1979, Umbell. World: 1071; Hedge & Lamond, 1992, in Fl. Thailand 5, 4 : 462. — *Selinum striatum* (DC.) Benth. 1867, in Benth. & Hook. f., Gen. Pl. 1 : 914; C. B. Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2 : 179; Craib, 1931, Fl. Siam. Enum. 1 : 790; P. K. Mukh. & Constance, 1993, Umbell. India: 179. — *L. wallichii* Franch., 1894, Bull. Soc. Philom. Paris, ser. 8, 6 : 136; Wu_ZhengYi

(ed.), 1984, Index Fl. Yunnan. 1 : 916; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 607, tab. 5359. — *Cortia striata* (DC.) Leute, 1969, Ann. Naturhist. Mus. Wien 73 : 85.
Loc. class.: Nepal. Type («Wallich» (583)) — G-DC!, iso — CAL.
Distribution: Lao Kay: Sapa (? Chapa).

Pimpinella L.

One of the large *Umbelliferae* genera with 170—180 species and a wide distribution in Eurasia and Africa (adventive also in N America). The two Vietnamese species are closely related, however, *P. diversifolia* was described early and is a widely accepted species, whereas *P. tonkinensis* might be only a local form of it. For instance, it was not accepted as an independent species by Tardieu-Blot (1967). Similar problems exist in some Chinese species, also described by various authors as narrow endemics within the area of *P. diversifolia.*

1(26). *P. diversifolia* DC. 1830, Prodr. 4 : 122; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 52, tab. 7, 11; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 604, tab. 5352.
Loc. class.: India («In Sirmore Indiae orientalis»). Type («N. Wallich, 574B») — G-DC!
Distribution: Lao Cai: Chapa; Quang Yen: Dong-Dang; Haut Donnai: Diring; Lang Bian: Dran; Phan Rang: entre Phan Rang et Dran.

2(27). *P. tonkinensis* Cherm., 1921, Bull. Soc. Bot. Fr. 68 : 511; Cherm., 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1146.
Loc. class.: Viet-Nam («Tonkin: Cha-pa (province de Laokay), 1400—1500 m.»). Type («Chevalier, 29406, 29430») — P.
Distribution: Lao Cai: Chapa.

Pternopetalum Franch.

An East-Asian, mainly Chinese genus with 32 species. The only species was first indicated for Vietnam by Pham-hoang Ho (1992), and confirmed by Averyanov and Hiep, who collected it in another province. Its general distribution includes also Chinese provinces of Jiangxi, Guizhou, Yunnan, and Guangdong.

1(28). *P. nudicaule* (H. Boissieu) Hand.-Mazz., 1933, Symb. Sin. 7 : 718; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 604, tab. 5351.
Loc. class.: China («Yunnan-sen Distr., pres d'une grotte Kouy-Tcheou»). Type («J. Cavalerie, 2113») — E!
Distribution: Lao Cai: Lo Qui Ho; Ha Giang: Ngan Chai (*).

Sanicula L.

A genus with a wide area (pluriregional) in Eurasia, North and South America, Oceania, and Africa (in total 41 species). In Vietnam, there are two species. *S. elata* belongs to a group of closely related species including *S. europaea* (the most closely related) and *S. chinensis*. It is the South-Easternmost member of the group whose main area is the Himalaya. The second species has a mainly Chinese area.

1(29). *S. elata* Buch.-Ham. ex D. Don, 1825, Prodr. Fl. Nep.: 183; Cherm., 1923, in Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1141; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 32, tab. 4, fig. 1—4; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 601, tab. 5343.
Loc. class.: Nepal («Narainhatty Nepalensium»). Type («Buchanan-Hamilton») — CAL.
Distribution: Lao Cai: Chapa; Cao Bang: massif Pia Ouac; Lai Chau: San Tan Ngai, Ta Ngau (*); Son La: Moc Chau; Haut Donnai: massif Bi Doup; Kontum: Tu Inh, Ngoc Linh mountain system; Phanrang (Lam Dong ?): Dalat, Da Chay.

2(30). *S. orthacantha* S. Moore, 1875, J. Bot. (London) 13 : 227; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 31, tab. 4, fig. 5—8; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 602, tab. 5344.

Loc. class.: China («Kiukiang»). Type («Shearer») — BM.

Distribution: Lao Cai: Chapa, Phan Si Pan; Cao Bang: Lung ridge (*).

Seseli L.

This is one of the largest *Umbelliferae* genera (125—140 species) distributed in Eurasia and N. Africa (adventive in N. America). The maximum diversity is found in arid territories (the Mediterranean in a broad sense etc.). In SW China, there is a distinctive group of species (*S. delavayi* Franch., *S. yunnanensis* Franch., *S. simplicifolium* (Wu ZhengYi ex Shan RenHwa et Sheh mengLan) Pimenov et Kljuykov), up to now not separated as a section or subsection. All species have little-dissected or even entire leaves with lanceolate lobes (slightly resembling the leaves in *Falcaria*), small umbels and some other diagnostic characters. Their fruit structure is rather typical of *Seseli*, but it is interesting that in some species the fruits are glabrous, and in others pubescent. *Seseli* is recorded for the Vietnamese flora for the first time, although another species (*S. yunnanense* Franch.) from the same group is distributed in Thailand (Hedge, Lamond, 1992).

1(31). **S. averyanovii Pimenov et Kljuykov sp. nov.** — Plantae perennes, polycarpicae, caulorhizis ramosis, radicibus verticallibus, lignescentibus, pauciramosis. Caules pauci vel numerosi, 30—45 cm alti, teretes, tenues, eramosi vel in parte superiore pauciramosi, fere glabri. Folia radicalia plus minusve numerosa, petiolis tenuibus, plus minusve longis, laminis minutis, 4—5 cm lg., 3—3.5 cm lt., ambitu triangulatis, bipinnatis, segmentis primariis basalibus oblanceolatis, 13—15 mm lg., 3—4 mm lt., basi cuneatis, apice dentibus 1—3, angustis. Folia caulina laminis minus dissectis, vaginis brevibus triangulatis, superiora laminis pinnatis, segmentis anguste linearibus. Umbellae 3—4 cm in diametro, involucri phyllis ad 7, herbaceis, brevibus, lanceolatis, integris, radiis 7—13, inaequalibus, 1—2.5 cm lg., tenuibus, teretibus, intrinsecus breviter pubescentibus vel scabridis. Umbellulae 10—15-florae, radiolis 1—2 mm lg., vix incrassatis, breviter patule pilosis, bracteolis ad 5, lanceolato-linearibus, integris, herbaceis, radiolis plus minusve aequilongis. Dentes calycini lineares, pubescentes. Petala ignota. Fructus ambitu ovati, dorso vix compressi; stylopodia conica, styli ad 0.6 mm lg., dorso reflexi. Carpophorum integrum. Mericarpia 2.2 mm lg., 0.8—1 mm lt., jugis filiformibus, subinconspicuis, pilis tenuibus albis tectis, sectione transversali e cellulis minutis leptodermaticis, interruptum ad extremitates jugorum marginalium; commissura lata. Mesocarpium parenchymatosum. Vittae valleculares 2—3, commissurales 4. Endocarpium e cellulis tangetaliter elongatis, membranis leviter lignescentibus. Endospermium a facie commissurali subplanum (fig. 2, 3).

Typus: N. Vietnam, prov. Lai Chau, about 50 km downstream along Black river (Song Da), from Lai Chau town (N 22°03′ E, E 103°09′) to Nam Ma village (distr. Sin Ho). Open shale and limestone rocks on steep slopes of the river at elev. about 220 m. Lithophyte forb up to 0.5 m hg with roots strong carrot smelled. No NTH 2713. 24 May 1999. N. T. Hiep, P. H. Hoang, Averyanov L. (HN, LE).

Affinitas. Species nostra *S. delavayi* Franch. e China austro-occidentali affinis, sed biomorphis polycarpicis, caulorhizis valde ramosis, caulibus foliisque grabris, lobis terminalibus laminis foliorum lanceolatis, incisis (non linearibus, integris), foliis caulinis superioribus dissectis (non integris) bene differt.

Torilis Adans.

15 mainly weedy species belong to *Torilis*, distributed on all continents with the exception of Australia; it is also known from Oceania. The sole Vietnamese species is widely distributed in Eurasia.

1(32). *T. japonica* (Houtt.) DC., 1830, Prodr. 4 : 219; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 35; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 602, tab. 5349. — *T. anthriscus* auct. non J. Gaertn.: (L.) C. C. Gmelin, 1805, Fl. Bad. 1 : 168; Cherm., 1923, in

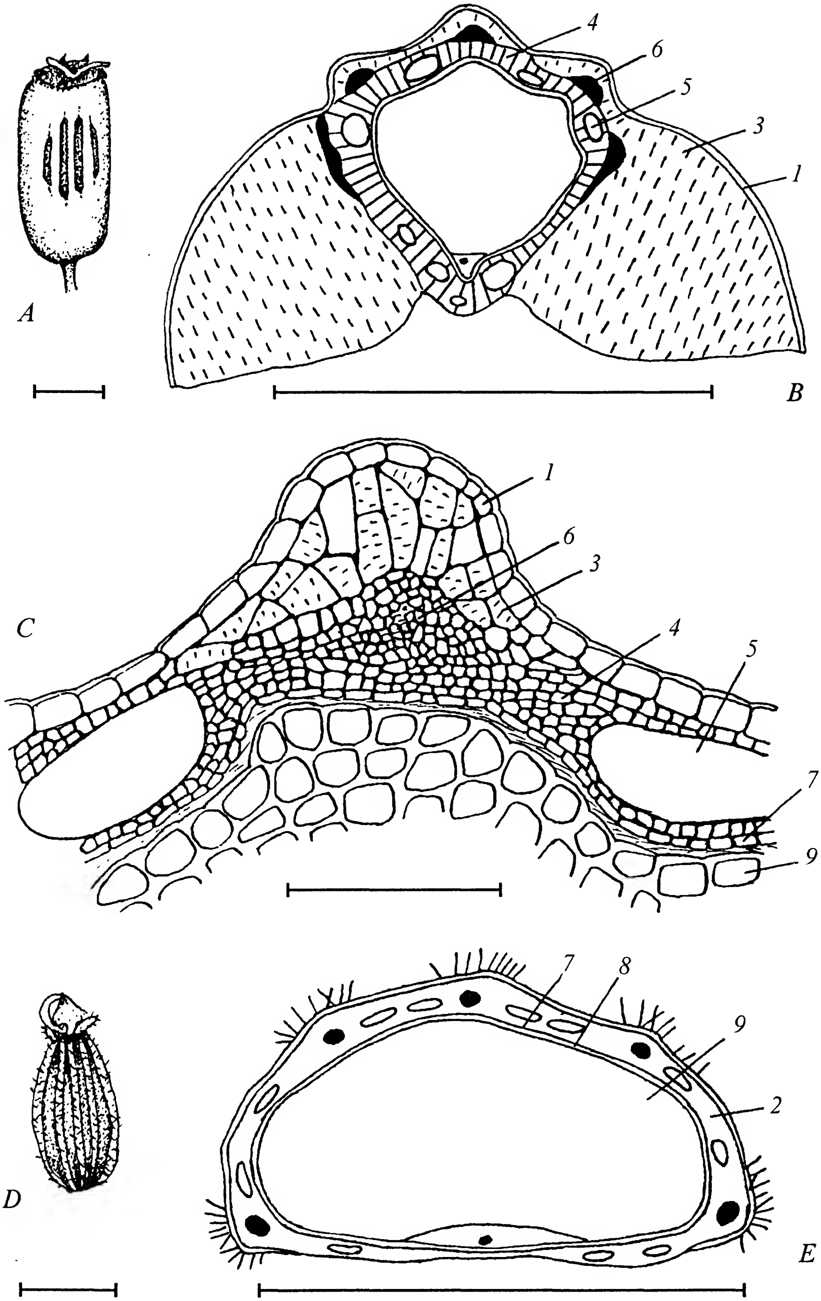


Fig. 2. *Oenanthe hiepii* Pimenov et Kljuykov (*A, B, C*) and *Seseli averyanovii* Pimenov et Kljuykov (*D, E*). *A, D* — dorsal view of fruit (*A*) and mericarp (*D*); *B, E* — TS of mericarps; *C* — dorsal rib and furrows of mericarp. *1* — exocarp, *2* — parenchyma cells of mesocarp, *3* — parenchyma cells with lignified pitted walls (aerenchyma), *4* — sclerenchyma cells of mesocarp, *5* — secretory ducts, *6* — vascular bundles, *7* — endocarp, *8* — spermoderma, *9* — endosperm. Bar scale: *A, B, D, E* — 1 mm, *C* — 0.1 mm.

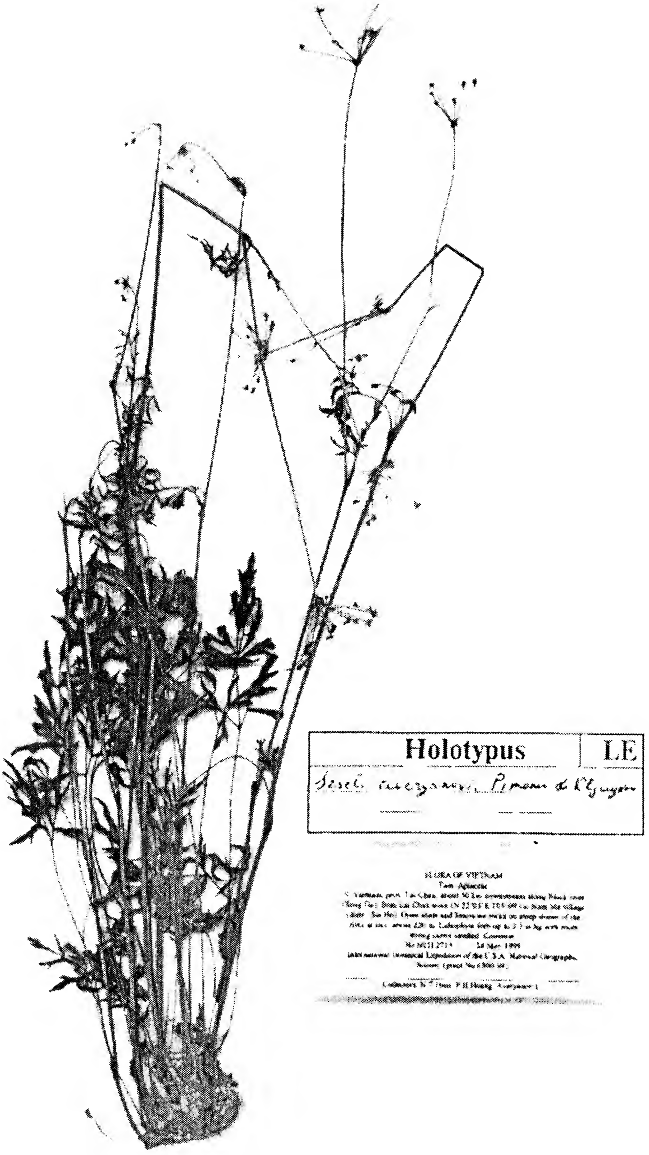


Fig. 3. *Seseli averyanovii* Pimenov et Kljuykov (type specimen).

Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 119. — *Caucalis japonica* Houtt. 1777, Nat. Hist. 8 : 42, tab. 45.

Loc. class.: Japan.

Distribution: Son Tay: Tu Phap; Lang Son: Lang Son; Cao Bang: Thang Heng lake, Nguyen Binh (*), Yen Lac (*); Ha Giang: Ta Xa (*).

Trachyspermum Link

Trachyspermum contains 15 species, distributed in Asia and Africa, some of them are cultivated as aromatic plants. *T. roxburghianum* is one of such species. The taxonomy and even the circumscription of *Trachyspermum* are far from perfect.

1(33). *T. roxburghianum* (DC.) Craib, 1931, Fl. Siam. Enum. 1 : 788; Tardieu, 1967, in Fl. Camb., Laos et Viet. 5 : 45, fig. 6, 6—12; Phamh. 1992, Illustr. Fl. Vietnam 2, 1 : 604, tab. 5350. — *Ptychotis roxburghiana* DC. Prodr. 4 : 109. — *Carum roxburghianum* (DC.) Kurz, 1877, J. Asiat. Soc. Bengal 46, 2 : 114; Cherm., 1923, In Lecompte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1144, fig. 135.

Loc. class.: India («Bengal, cult.»).

Distribution: Thua Thien: Hue; Quang Tri: Dong Co Pat; Nhatrang: Ninh Hoa.

Acknowledgements

We are thankful to Prof. L. V. Averyanov, Prof. P. K. Loc and Dr. H. T. Hiep, who for many years have presented their collections of the *Umbelliferae* for our investigation. Financial support from the Russian Foundation for Fundamental Investigations (RFFI) and the programme «Universities of Russia» is also greatly appreciated.

LITERATURE CITED

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

Chermezon H. Observation sur les Ombellifères d'Indo-Chine // Bull. Soc. Bot. Fr. 1921. Vol. 68. P. 506—512.

Chermezon H. Ombellifères // Lecompte H., Fl. Gén. Indo-Chine. 1923. Vol. 2. P. 1132—1157.

Hedge I. C., Lamond J. M. Umbelliferae (Apiaceae) // Flora of Thailand. 1992. Vol. 5. Pt. 4. P. 442—470.

Pham-hoang Ho. Apiaceae // Cây có Viêtnam. An illustrated flora of Vietnam. 1992. Vol. 2. Pt. 1. P. 598—609.

Pimenov M. G., Kljuykov E. V., Ostroumova T. A. Towards a clarification in the taxonomy of Sino-Himalayan species of *Selinum* L. s. l. (*Umbelliferae*) // Willdenovia. 2001. Vol. 31. P. 100—124.

Taudieu-Blot M.-L. Umbelliferae // Flore du Cambodge, du Laos et du Vietnam. 1967. Facs. 5. P. 3—73.

РЕЗЮМЕ

Во Вьетнаме встречается 32 вида *Umbelliferae*, относящихся к 18 родам. Впервые описано 2 новых вида — *Oenanthe hiepii* и *Seseli averyanovii*, два других вида — *Cryptotaenia japonica* и *Oenanthe rosthornii* — впервые приводятся для флоры страны. Для всех видов даются принятые названия и важнейшие синонимы, а также местонахождения, известные в литературе или выявленные при изучении гербарных коллекций.

УДК 581.9(470.316)

Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 8

© **Е. В. Чемерис, А. А. Бобров**

EPILOBIUM × *LUDMILAE* (*ONAGRACEAE*) — НОВЫЙ ГИБРИД ИЗ ВЕРХНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

E. V. CHEMERIS, A. A. BOBROV. *EPILOBIUM* × *LUDMILAE* (*ONAGRACEAE*), A NEW HYBRID FROM THE UPPER VOLGA REGION

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила 15.02.2002

Описан *Epilobium* × *ludmilae* (*Onagraceae*) — новый гибридный кипрей из Верхнего Поволжья, происходящий от скрещивания *E. hirsutum* и *E. palustre*. От родительских видов отличается промежуточными признаками. Распространен в Центральной (Польша) и Восточной (Россия: окр. С.-Петербурга и Верхнее Поволжье) Европе. Встречается обычно в поймах рек на родниках.

Ключевые слова: новый таксон, *Epilobium* × *ludmilae, Onagraceae*, Верхнее Поволжье.

При изучении растительного покрова берегов ручьев и рек Верхнего Поволжья на родниках притеррасного понижения поймы на левом берегу р. Сить (Ярославская обл.) в 2000 г. был обнаружен, а затем в 2001 г. повторно собран гибрид из рода *Epilobium* L. (*Onagraceae*), сочетающий признаки *E. hirsutum* L. и *E. palustre* L. Мы описываем это растение в качестве нового нотовида. Названия для данного гибрида найти нам не удалось, поэтому мы называем его в честь знатока водных и прибрежно-водных растений, сотрудника лаборатории высших водных растений Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН Людмилы Ивановны Лисицыной.

Epilobium × ludmilae Chemeris et A. A. Bobrov nothosp. nov. — *E. hirsutum* L. × *E. palustre* L. : Schmalh., 1875, Bot. Zeit. 33 : 522; Hausskn., 1884, Monogr. Gatt. Epilobium: 63; Штейнб., 1949, Фл. СССР, 15 : 580. — Кипрей Людмилы.

Planta perennis, 60—120 cm alt., in parte inferiore stolonibus tenuibus fili-formibus 5—20 cm lg., folia minuta valde distantia ferentibus et autumno apice turiones parvulos carnosos formantibus. Caulis erectus, interdum procumbens, simplex vel ramosus, tota facie aequaliter pilis simlicibus brevibus et glanduliferis paucis tectus, in parte inferiore interdum glabrescens. Folia opposita, in parte superiore et in inflorescentia alterna, sessilia, semiaplexicaulia, paulum decurrentia, 3—10(12) cm lg., 0.6—2(2.3) cm lt., anguste- vel oblongo-lanceolata, utrinque breviter pubescentia, basi rotundata, apice acuta, margine ab utroque latere cum (5)10—20(25) dentibus; nervis lateralibus distinctis, 5—7 in lateris quovis. Inflorescentia erecta vel in alabastris paulo nutans, pilis simlicibus et glanduliferis dense pubescens. Alabastra 3—4 mm lg., 2—2.5 mm in diam., elliptico-ovata, apice mucronulata; ovaria 2—2.5(3) cm lg., pilis glanduliferis tecta admixtis pilis simplicibus brevibus; pedicelli 0.5—0.7 cm lg.; tubus corollae 1.2—1.5 mm lg., 1.5—2 mm in diam., intra faucem cum anulo pilorum longorum alborum; sepala 6—7.5(8) mm lg., 1.3—1.8(2) mm lt., oblongo-lanceolata, acuta, pilis glanduliferis tecta admixtis pilis simplicibus; petala 8—12(13) mm lg., 5—7(8) mm lt., rosea vel roseo-purpurea, obovata, apice 1—1.5 mm lg. emarginata; filamenta staminum longiorum 3.5—4.5 mm lg., breviorum — 1.5—2.5 mm lg.; antherae 1.4—1.6 mm lg., 0.3—0.5 mm lt., oblongae; stylus 5—7 mm lg., levis; stigma vix tetralobata, interdum subcapitellata, 1—1.6 mm lg., 2—3 mm in diam., lobi stigmatis 0.5—0.8(1) mm lg. Capsulae 5.5—7.5 cm lg., pubescentes. Semina 1.5—1.6 mm lg., 0.5—0.6 mm in diam., oblongo-ovata, brunnea, parvituberculata, partim abortiva; pappus 7—9 mm lg., griseolo-albus, difficilius discedens. Fl. VII—VIII, fr. VIII. (Fig. 1, 2).

Typus: Rossia, prov. Yaroslalvl, distr. Nekouz, pag. Stanilovo, fontes in vallis fl. Sitj, 25 VII 2001, E. Chemeris, A. Bobrov (holo LE, iso. IBIW).

Affinitas. A speciebus parentalibus characteribus intermediis differt, a *Epilobio parviflori* Schreb. et *E. × rivulari* Wahlenb. (=*E. palustre × E. parviflorum*) floribus majoribus et foliis sessilibus (non breviter petiolatis vel subsessilibus) differt.

In fontibus plerumque in vallibus fluminum provenit.

Distributio: Europa Centralis (Polonia) et Orientalis (Rossia: vic. urbis Petropoli et Volga Superior).

Многолетнее растение 60—120 см выс., в нижней части с тонкими, нитевидными столонами 5—20 см дл., имеющими сильно расставленные мелкие листья и образующими к осени на своих концах маленькие мясистые турионы. Стебель прямостоящий, иногда полегающий, простой или ветвистый, равномерно по всей окружности коротко опушенный простыми с немногими железистыми волосками, в нижней части иногда почти голый. Листья супротивные, в верхней части и в соцветии очередные, сидячие, полустеблеобъемлющие, слегка низбегающие, 3—10(12) см дл., 0.6—2(2.3) см шир., узко- или продолговато-ланцетные, с обеих сторон коротко опушенные, у основания закругленные, на верхушке острые, по краю с (5)10—20(25) зубцами с каждой стороны; боковые жилки хорошо заметные, 5—7 на каждой стороне. Соцветие прямое или в бутонах немного поникающее, густо опушенное простыми и железистыми волосками. Бутоны 3—4 мм дл., 2—2.5 мм в диам., эллиптически-яйцевидные, с небольшим острием; завязи 2—2.5(3) см дл., густо опушенные железис-

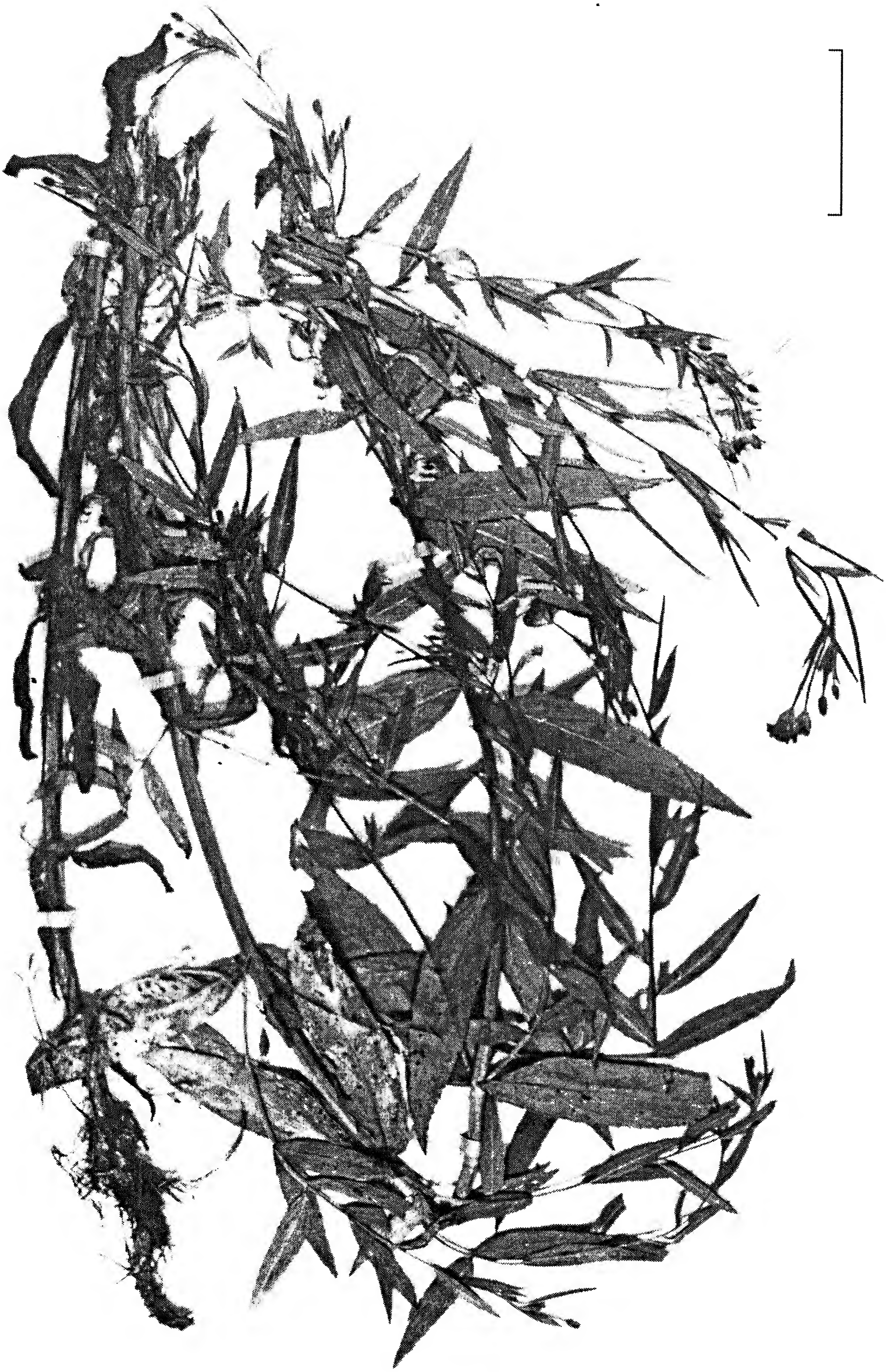


Рис. 1. Фотография голотипа *Epilobium* × *ludmilae* (LE).
Масштабная линейка — 5 см.

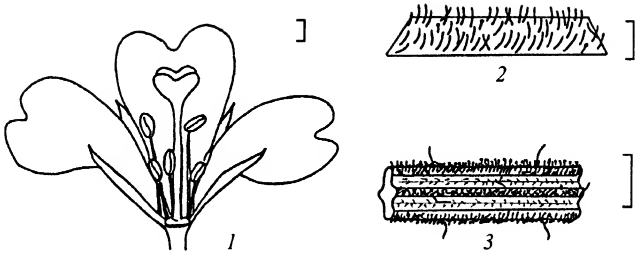


Рис. 2. *Epilobium* × *ludmilae*.

1 — цветок, *2* — опушение средней части стебля, *3* — опушение завязи. Масштабные линейки — 1 мм.

тыми волосками с примесью коротких простых; цветоножки 0.5—0.7 см дл.; трубка венчика 1.2—1.5 мм дл., 1.5—2 мм в диам., с кольцом длинных белых волосков внутри зева; чашелистики 6—7.5(8) мм дл., 1.3—1.8(2) мм шир., продолговато-ланцетные, острые, опушенные железистыми волосками с незначительной примесью простых; лепестки 8—12(13) мм дл., 5—7(8) мм шир., розовые или розово-пурпурные, обратнояйцевидные, с выемкой 1—1.5 мм глубины; нити длинных тычинок 3.5—4.5 мм дл., коротких — 1.5—2.5 мм дл.; пыльники 1.4—1.6 мм дл., 0.3—0.5 мм шир., продолговатые; столбик 5—7 мм дл., гладкий; рыльце слабо разделенное на 4 короткие доли, иногда почти головчатое, 1—1.6 мм дл., 2—3 мм в диам., доли рыльца 0.5—0.8(1) мм дл. Коробочки 5.5—7.5 см дл., опушенные. Семена 1.5—1.6 мм дл., 0.5—0.6 мм в диам., продолговато-яйцевидные, коричневые, мелкобугорчатые, отчасти недоразвивающиеся; летучка 7—9 мм дл., серовато-белая, с трудом отделяющаяся. Цв. VII—VIII, пл. VIII. (Рис. 1, 2).

Тип: Россия, Ярославская обл., Некоузский р-н, с. Станилово, родники в долине р. Сить, 25 VII 2001, Е. Чемерис, А. Бобров (holo LE, iso. IBIW).

Родство. От родительских видов отличается промежуточными признаками, от *Epilobium parviflorum* Schreb. и *E.* × *rivulare* Wahlenb. (=*E. palustre* × *E. parviflorum*) — более крупными цветками и сидячими (а не короткочерешчатыми или почти сидячими) листьями.

Встречается на родниках обычно в поймах рек.

Распространение: Центральная (Польша) и Восточная (Россия: окр. г. С.-Петербурга и Верхнее Поволжье) Европа.

Особи *E.* × *ludmilae* менее мощные, чем *E. hirsutum*, иногда полегающие и образующие в основании столоны, как у *E. palustre*. Листья полустеблеобъемлющие, слегка низбегающие, с зубчатым краем, что сближает гибрид с первым родительским видом, но часто имеют узколанцетную форму, что свойственно второму. Число зубчиков по краю листа и боковых жилок у нашего растения промежуточное. По форме и окраске цветки гибрида похожи на цветки *E. hirsutum*, но заметно меньше по размеру. Характерно слабо разделенное на 4 короткие доли, иногда почти головчатое рыльце, что отличает гибрид от обоих родительских видов. Семена также своеобразны: они продолговато-яйцевидные, а не яйцевидные и не узкояйцевидные, как у *E. hirsutum* и *E. palustre* соответственно, кроме того, промежуточного размера. Опушение *E.* × *ludmilae* похоже на опушение *E. hirsutum*, но короче и сильно изреживается в нижней половине стебля. Наше растение также весьма сходно с *E. parviflorum*, от которого хорошо отличается более крупными и яркими цветками, меньшим опушением, сильнее разветвленными стеблями и наличием столонов.

E. × *ludmilae* растет вместе с родительскими видами, однако занимает самую топкую центральную часть родников, в то время, как *E. palustre* чуть далее, на более закрепленном, сыром субстрате, а *E. hirsutum* — уже совсем по краю ключей. На участках родников, где растет гибрид, в течение всего лета держится очень низкая температура (в пределах 6—10 °C) воды и сильно обводненного субстрата, поэтому кроме него в этих местах почти не встречаются другие растения.

Сообщества Epilobium × ludmilae

№ описаний	1	2	3
Площадь описания, $м^2$	15	21	25
ОПП, %	100	100	100
Грунт	Глинистый, вязкий, с железистыми отложениями		
Число видов	13	14	16
Epilobium × ludmilae	4	1	2
Sparganio-Glycerion fluitantis			
Veronica beccabunga L.	2	1	4
Phragmitetalia			
Equisetum fluviatile L.	+	1	+
Phragmito-Magnocaricetea			
Poa palustris L.	1	5	2
Rumex aquaticus L.	1	1	1
Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert	1	+	—
Galium pulustre L.	—	1	1
Molinio-Arrhenatheretea			
Filipendula denudata (J. et C. Presl) Fritsch	—	—	+
Myosotis palustris (L.) L.	—	—	1
Scirpus sylvaticus L.	—	—	+
Stachis palustris L.	—	—	+
Прочие сообщества			
Epilobium palustre L.	1	2	2
Urtica dioica L.	+	+	+
Epilobium hirsutum L.	+	—	1
Stellaria crassifolia Ehrh.	2	1	—
S. nemorum L.	2	2	—
Ranunculus repens L.	—	+	r
Мхи			
Brachythecium rivulare Schimp. in B. S. G.	1	1	1
Plagiomnium ellipticum (Brid.) T. Kop.	+	2	+

Примечание. Обилие дано в баллах шкалы Ж. Браун-Бланке. Описания: 1 — Ярославская обл., Некоузский р-н, с. Станилово, родник в долине р. Сить, в окружении сообщества *Phalaroides arundinacea,* 8 VIII 2000, Е. Чемерис; 2 — там же, долина р. Сить, понижение у выхода оврага, под пологом *Padus avium*, 8 VIII 2000, она же; 3 — там же, долина р. Сить, ключевой выход, 25 VII 2001, она же.

Состав сообществ с участием *E.* × *ludmilae* показан в таблице. По представленным 3 описаниям данные фитоценозы можно отнести в союз Sparganio-Glycerion fluitantis Br.-Bl. et Siss. in Boer 1942 порядка Phragmitetalia W. Koch 1926 em. Pign. 1953 класса Phragmito-Magnocaricetea Klika 1941 системы Браун-Бланке. Данные сообщества близки по составу ценозам Epilobietum parviflori Wilzek 1935 и Rumex aquaticus-Epilobium parviflorum-Ges. Görs 1968.

Судя по литературным сведениям (Haussknecht, 1884), данный гибрид известен из Польши и в окрестностях С.-Петербурга (Копорье), где также произрастал на ключевых выходах. Отмечается, что растения из этих популяций, так же как и другие гибриды *Epilobium*, почти стерильны и спорадически встречаются клонами из немногочисленных особей. Однако у найденных нами растений вызревшие семена имеют очень высокую всхожесть, что было выяснено экспериментально (из 12 семян проросли все), а молодые растения хорошо растут и развиваются. Площади почти чистых зарослей *E.* × *ludmilae* могут достигать более 10 м^2.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ УКАЗАННЫХ ВЫШЕ ВИДОВ *EPILOBIUM* И ИХ ГИБРИДОВ

1. Рыльце четырехраздельное (у гибридов доли рыльца могут быть очень короткими) . . . . 2.
+ Рыльце цельное, булавовидное . . . . *E. palustre.*
2. Растения в нижней части с нитевидными столонами . . . . 3.
+ Растения в нижней части без нитевидных столонов . . . . 4.
3. Листья 3—10 см дл., зубчатые, сидячие, полустеблеобъемлющие. Цветки 16—24 мм в диам. . . . . *E.* × *ludmilae.*
+ Листья 2—5 см дл., слабо зубчатые, почти сидячие или с очень коротким черешком, суживающиеся к основанию. Цветки 8—12 мм в диам. . . . . *E.* × *rivulare.*
4. Листья 6—12 см дл., острозубчатые, сидячие, полустеблеобъемлющие. Цветки 18—40 мм в диам. . . . . *E. hirsutum.*
+ Листья 3—7 см дл., слабо и отдаленно зубчатые, почти сидячие или с коротким черешком, суживающиеся к основанию. Цветки 8—17 мм в диам. . . . . *E. parviflorum.*

Благодарности

Выражаем искреннюю признательность Н. Н. Цвелёву за критический просмотр рукописи и проверку латинского описания С. Barker (Royal Botanic Gardens, Kew) за поиск в «Index Kewensis» сведений об описываемом растении.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49524).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Haussknecht C. Monographie der Gattung *Epilobium.* Jena, 1884. 318 S.

SUMMARY

Epilobium × *ludmilae* Chemeris et A. A. Bobrov (*Onagraceae* Juss.), a new hybrid originated from crossing *E. hirsutum* L. and *E. palustre* L., is described from the Upper Volga Region. It differs from the parental species by intermediate characters. The taxon is distributed in the Central (Poland) and the Eastern (Russia: St. Petersburg environs and the Upper Volga) Europe. It occurs in springs, usually in river valleys.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 069.51.582

© Н. Н. Имханицкая

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ НЕКОТОРЫХ ВОСТОЧНОАЗИАТСКИХ ТАКСОНОВ ИЗ СЕМЕЙСТВА *SCHISANDRACEAE*, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА (LE)

N. N. IMKHANITSKAYA. TYPE SPECIMENS OF SOME EAST ASIAN TAXA OF *SCHISANDRACEAE* FAMILY KEPT IN THE HERBARIUM OF KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 21.02.2002

Приведен аннотированный список хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) типовых образцов (45 гербарных листов) 18 таксонов флоры Китая и Японии из родов *Kadsura* и *Schisandra* сем. *Schisandraceae*. Лектотипифицированы названия *S. nigra* (Япония) и синонимичного вида *Maximowiczia amurensis* (=*S. chinensis*) (российский Дальний Восток), а также обозначены изолектотипы (LE) для 5 таксонов рода *Schisandra* (*S. elongata* var. *longissima*, *S. henryi*, *S. incarnata*, *S. propinqua* var. *linearis* и var. *sinensis*).

Ключевые слова: *Schisandraceae*, Восточная Азия, типовые образцы, гербарий.

Статья продолжает публикацию (Имханицкая, 1989, 1996, 2000, 2002) типовых материалов по таксонам флоры Китая и Японии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и представляющих для ботаников большой научный интерес. В ней приведены сведения о типовых образцах 18 таксонов в ранге вида и разновидности из родов *Kadsura* Juss. и *Schisandra* Michx. (сем. *Schisandraceae*), описанных главным образом по сборам известных ботаников, коллекторов и путешественников XIX и первой четверти XX в., в частности R. P. Farges, H. F. Hance, A. Henry, E. E. Maire, A. Tschonoski, E. H. Wilson, C. Wright, П. Е. Кирилова, К. И. Максимовича и др. Типовой материал (45 образцов), выделенный нами из гербарных фондов LE (сектор Центральной и Восточной Азии; сектор Сибири и Дальнего Востока), представлен большей частью дубликатами типов — изотипами, изолектотипами (они обозначены нами в данной работе), изосинтипами и изопаратипами, реже лектотипами (*Maximowiczia amurensis* Rupr. (=*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.) и *S. nigra* Maxim.) и синтипами.

Ниже представлен аннотированный перечень хранящихся в LE типовых образцов изученных нами видов и разновидностей сем. *Schisandraceae* флоры Китая и Японии. Роды и таксоны расположены в алфавитном порядке. Для каждого таксона приведены номенклатурная цитата, категория типового образца, оригинальный текст гербарной этикетки в LE, принятое в настоящее время название растения (в круглых скобках), имеющиеся сведения о местонахождении типовой коллекции в других гербариях, а также цитата из протолога, подтверждающая правильность установления категории типового образца, и комментарии. Дополнения, необходимые для понимания текста этикетки, и фенофазы, а также даты по новому стилю на этикетках гербарных образцов Максимовича заключены в квадратные скобки.

Schisandraceae Juss.

Род 1. *Kadsura* Juss.

1. *K. chinensis* Hance ex Benth. 1861, Fl. Hongk: 8 («*Radsura*»), non Turcz. 1837 (p. p., quoad specim. typ. Hance et Millett=*K. coccinea* (Lem.) A. C. Sm. var. *coccinea*: Y. W. Law, 1996, in Fl. Reip. Pop. Sin. 30, 1 : 234, tab. 66, 6—21 (=*K. coccinea* (Lem.) A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7 : 166, 169, figs. 32 (map), 33, f—o); p. p., quoad specim. typ. Champion=*K. heteroclita* (Roxb.) Craib, 1925, Fl. Siam. Enum. 1 : 28; A. C. Sm. 1947, l. c.: 187, fig. 38 (map); Y. W. Law, 1996, l. c.: 238, tab. 68, 1—8).

Isosyntypus: Южн. Китай, Сянган (Гонконг), «Hongkong, Sept. 1874, N 601, [♀ fl.], H. F. Hance. Herb. H. F. Hance (*K. coccinea* (Lem.) A. C. Sm. fide W. Y. Chun, 1958, in sched.)» (LE!).

Syntypus и isosyntypi: GH, K («Hongkong... below Victoria Peak, H. F. Hance 601 or s. n.», Smith, 1947, l. c.: 168), LE.

По протологу: «Rare, in a ravine below Victoria Peak, Champion, also Hance. South China, Millett. Not known from elsewhere».

Примечание. Из 3 синтипов, указанных G. Bentham (1861, l. c.: 8) в протологе *K. chinensis*, 2 — гербарные образцы H. F. Hance и Ch. Millett — отнесены A. C. Smith (1947, l. c.: 166, 169; «cotype coll.») к *K. coccinea*, а 3-й, гербарный экземпляр, собранный J. G. Champion (также тип *K. championi* C. B. Clarke, 1889, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 25, 165 : 4, «Hongkong, Champion N 36», K), — к *K. heteroclita*. Гербарные образцы *K. chinensis* были распространены в 1874 г. согласно дате на гербарной этикетке образца этого вида, обнародованного Bentham в 1861 г. во «Flora Hongkongensis».

2. *K. peltigera* Rehd. et E. H. Wilson, 1913, in Sarg. Pl. Wilson. 1, 3 : 410 (p. p., quoad specim. typ. e prov. Kiangsi=*K. longipedunculata* Gagnep. 1905, Bull. Soc. Bot. Fr. 52, Mém. 4 : 53, pl. 8 B, 8—15 («*longepedunculata*»); A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7 : 183, figs. 36, f—j, 38 (map) («*longepedunculata*»); p. p., quoad specim. typ. e prov. Yunnan=*K. heteroclita* (Roxb.) Craib, 1925, Fl. Siam. Enum. 1 : 28; A. C. Sm. 1947, l. c.: 187, fig. 39 (map)).

Isoparatypus: Юго-Зап. Китай, пров. Юньнань, «China, Yunnan, Szemao, 4000 ft., forests, large climbing shrub, N 12312, yellow [♀] fls., A. Henry (sub nom. *Kadsura* (cf. *roxburghiana*) (*K. heteroclita* Finet et Gagnep. fide W. Y. Chun, 1958, in sched.))» (LE!).

Paratypus и isoparatypi: A, LE, MO, NY, US.

По протологу: «Kiangsi: below Kuling, thickets, 300 m, August 1, 1909 ([Wilson] No. 1736, type); same lociality, alt. 1300 m, among rocks, July 28, 1907 ([Wilson] Nos. 1735, 1737); Yunnan: Szemao, forests, alt. 1300—1600 m, A. Henry (Nos. 12312, 12312a)».

Примечание. Паратипы *K. peltigera* (Henry N 12312, 12312a, пров. Юньнань) отнесены Smith (1947, l. c.: 186) к *K. heteroclita* (Roxb.) Craib, а сборы E. H. Wilson в Центральном Китае (пров. Цзянси), включая голотип *K. peltigera*, — к китайскому виду *K. longipedunculata* Finet et Gagnep.

Род 2. *Schisandra* Michx. (1803), nom. cons. (=*Schizandra* DC. (1817), orth. var.; =*Maximowiczia* Rupr. (1856), non Cogn. (1881) nec A. Khokhr. (1985); =*Sphaerostema* Blume).

1. *Kadsura chinensis* Turcz. 1837, Bull. Soc. Nat. Moscou, 10, 7 : 149, n. 14; id. 1855, Cat. Pl. Herb. Charcov. 1 : 23, N 759; Tatarinov, 1856, Cat. Medicam. Sinens.: 64; Rupr. 1856, Bull. Phys.-Mat. Acad. Sci. (Pétersb.), 15, 8—9 : 143, pro species gen. *Maximowiczia* sine comb.; id. 1857, Mél. Biol. 2, 5 : 440; Maxim. 1859, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 9 (Primit. Fl. Amur.: Suppl. 1. Ind. Fl. Pekin.): 468, pro syn. *Maximowiczia chinensis*. — *K. pekinensis* (nov. spec.) in sched. herb. horti Petrop. (=*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. 1868, Hist. Pl. 1 : 148 («*Schizandra*»)); Ком. 1937, во Фл. СССР, 7 : 566, табл. 39, рис. 4 (a—d); A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7 : 136, figs. 24, a—i, 25 (map) (=*Maximowiczia chinensis* (Turcz.) Rupr. ex Maxim. 1859, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 9 (Primit. Fl. Amur. N 63 : 31, tab. 1; id. 1859, Primit. Fl. Amur. N 63 : 31, tab. 1). — *M. chinensis* (Turcz.) Rupr. 1857, in Rupr. et Maack, Bull. Phys.-Mat. Acad. Sci (Pétersb.), 15, 17 : 259, sub n. 5 «*M. Amurensis*», comb. invalid.).

Isotypi (2): Сев. Китай, Пекин, «Pekin, [♀ fl. et defl.], Kirilow. Herb. Fischer (sub nom. Kadsura) (*Maximowiczia chinensis* Rupr. fide Maximowicz, in sched.)» (LE!); «Peking, 1843, [♀ fl. et defl.], Kirilow. Herb. Acad. Petrop. (sine nom.) («*Kadsura chinensis* Turcz. in Bull. Mosc. 1837 n. 14» fide Ruprecht, in sched.)» (LE!).

Holotypus: KW (прежде — CWU; Turczaninow, 1855 : 23, N 759).

По протологу: «in China boreali collegit et... communicavit... Porphyrius Kirilow».

Примечание. Вид *Schisandra chinensis* впервые был описан Н. С. Турчаниновым (Turczaninow, 1837, l. c.) под названием *K. chinensis* по гербарному экземпляру с женскими цветками, присланному из Северного Китая врачом при русской миссии в Пекине П. Е. Кириловым и собранному им в 1831—1840 гг. в окр. Пекина (Bretschneider, 1898 : 347). Однако, как следует из диагноза *K. chinensis*, обнародованного Турчаниновым («*Kadsura Chinensis* m. dioica, volubilis, foliis petiolatis, oblongo-obovatis, remotim dentatis; fructibus obtuse rostratis. A *Kadsura japonica*, cui proxima, floribus dioicis et foliis oblongo-obovatis recedit»), при его внимательном прочтении, единственный имевшийся в его распоряжении гербарный образец (голотип) имел не только цветки (очевидно, женские), но и зрелые плоды (!), что в действительности мало вероятно, поскольку у *Schisandra chinensis* цветение и созревание плодов происходят в разное время. К тому же плод у этого вида — сочная многолистовка, состоящая из многих ягодообразных шаровидных или обратнояйцевидных плодиков, в виде кисти прикрепленных на удлиняющемся после цветения цветоложе совершенно иного типа, чем описанный Турчаниновым. Как показало изучение 2 типовых образцов (изотипов) *K. chinensis*, хранящихся в LE, в диагнозе Турчанинова в действительности речь идет не о плодах, а о карпеллах (свободных плодолистиках) гинецея отцветающего женского цветка, ошибочно принятых Турчаниновым за плоды.

Неточность в диагнозе *K. chinensis*, допущенная Турчаниновым, ввела в заблуждение Ф. И. Рупрехта (Ruprecht, 1856, l. c.; id. 1857, l. c.) (см. ниже *Maximowiczia amurensis*). Он ошибочно полагал, что «*Kadsura chinensis* Turcz. in plant. Kirilow. n. 14» (голотип вида), которую он считал вторым видом описанного им рода *Maximowiczia*, отличается плодами и листьями («diversa fructibus obtuse rostratis, foliis latioribus oblongo-obovatis») от 3 гербарных экземпляров *K. chinensis* с женскими цветками, собранных Кириловым в Пекине, которые он видел [в С.-Петербурге] («...specimina 3 quae vidi Pekinensia Kirilowii floribus ♀ instructa») (изотипы).

Типовой материал *K. chinensis*, хранящийся в LE (сектор Центральной и Восточной Азии), представлен, однако, двумя гербарными образцами (изотипами), которые Кирилов прислал из Пекина директору ботанического сада Ф. Б. Фишеру (или, возможно, передал ему лично в 1842 г. после возвращения из Китая) и в Ботанический музей Академии наук. Первый из указанных выше снабжен рукописной этикеткой, написанной Фишером, второй — стандартной, напечатанной типографским способом этикеткой, с неточной датой «1843» (см.: Bretschneider, 1898 : 340) и с пометкой Рупрехта (см. выше). Помимо указанных нами выше типовых образцов *K. chinensis*, в LE в гербарии типов сектора Центральной и Восточной Азии хранится также гербарный экземпляр с отцветающими женскими цветками, ошибочно обозначенный как «Specimen authenticum». Он снабжен рукописной этикеткой без указания фамилии коллектора, но с припиской на ней «Кирилов», сделанной рукой В. Л. Комарова: «*Kadsura pekinensis* (nov. spec.) (кит. ву-вэй-цзы). Июль, в запад[ных] горах, близ деревни Мынь-тоу-гоу [«Men t'ou k'ou», Bretschneider, 1898 : 561], в 25 верс[тах] от Пекина». Указанный выше образец, отнесенный Комаровым к коллекции Кирилова, в действительности был собран А. А. Татариновым в окр. Пекина в 1840—1850 гг. после публикации Турчаниновым *K. chinensis*. Не исключено, что именно этот гербарный экземпляр Комаров принял за тип *S. chinensis*, судя по его указанию во «Флоре СССР» (Комаров, 1937, l. c.: 567) («Описан из гор к сев. от Бей-пина [Пекина]. Тип в Ленинграде»).

Упомянутый выше образец Татаринова мог быть также в числе тех «3 пекинских гербарных экземпляров» *K. chinensis* «Кирилова с женскими цветками», которые еще до Комарова «видел» Рупрехт и о которых он сообщил в протологе рода *Maximowiczia* (Ruprecht, 1856, l. c.: 193; id. 1857, l. c.: 440) (см. выше).

Намеченный Татариновым к описанию вид *K. pekinensis* не был им опубликован. Плоды китайского растения *S. chinensis* приведены Татариновым (Tatarinov, 1856 : 64) в «Catalogus medicamentorum sinensium» под названием *K. chinensis* («baccae *Kadsurae chinensis*»), известный в Северном Китае как «ву-вэй-цзы» («Wu-wei-tsy»).

2. *Maximowiczia amurensis* Rupr. 1856, in Rupr. et Maxim., Bull. Phys.-Math. Acad. Sci. (Pétersb.), 15, 8—9 : 124 (n. 1), tab. A, figs. 1—12 (icon sub nom. «*Maximowitschia*»); id. 1857, Mél. Biol. 2, 5 : 412, tab. A, figs. 1—12 (icon sub nom. «*Maximowitschia*»); Rupr. 1857, in Rupr. et Maack, Bull. Phys.-Math. Acad. Sci. (Pétersb.), 15, 17 : 259 (n. 5) (=*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. 1868, Hist. Pl. 1 : 148 («*Schizandra*»)); Ком. 1903, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 1 (Фл. Маньчж. 2, 1): 221 («*Schizandra*»); он же, 1937, во Фл. СССР, 7 : 566, табл. 39, рис. 4 (a—d) («*Schizandra*»); Харкев. 1987, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 2 : 18, табл. 2, Б, рис. 5 (карта); A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7 : 136, figs. 24, a—i, 25 (map) (=*Maximowiczia chinensis* (Turcz.) Rupr. ex Maxim. 1859, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 9 (Primit. Fl. Amur. N 63) : 31, tab. 1; id. 1859, Primit. Fl. Amur. N 63 : 31, tab. 1. — *M. chinensis* (Turcz.) Rupr. 1857, in Rupr. et Maack, l. c.: 259, sub n. 5 «*M. Amurensis*», comb. invalid.).

Описан с российского Дальнего Востока (Хабаровский край). Lectotypus: «Amur, Adi, in Gehölzen ziemlich häufig, feste Blüthen, 31 V 1855, [♀ fl.], Maximowicz (sub nom. *M. chinensis* Rupr.)». («Амур, сел. Ади, в рощах») [В. Л. Комаров] (LE! cum syntypis 8 — Imkhanitskaya (hoc loco)).

Syntypi (8): российский Дальний Восток, Хабаровский край, «Amur, Möllki [Myllki], klettert auf die Bäumen in Laubwald, nicht selten. Die Früchte sollen rott u[nd] essbar sein, Kotziafá (G) [err. Goldi; Oltscha!], 17 V 1855, [alab. et ♀ fl.], Maximowicz (sub nom. *M. chinensis* Rupr.)» (LE!); «Amur, in Laubwäldern am Füsse der Geong gegenüber Zianka [Zjanka], häufig, 24 V 1855, [♀] fl. primii pallide rosei, odorati, id. (sub nom. *M. chinensis* Rupr.)». («Лиственные леса у подножия горы Геонг против сел. Цянка на Амуре» [В. Л. Комаров]) (LE!); «Amur, Borbi, häufig in Gehölzen ums Dorf, 3 VI 1855, [♀ fl.], id. (sub nom. *M. chinensis* Rupr.)». («Сел. Борби на Амуре часто в куст[арниковых] зарослях» [В. Л. Комаров]) (LE!); «Amur, Okka [Укка] in Laubwäldern u[nd] Gehölzen, häufig, 9 VII 1855, [pedunc. fruct.], id. (sub nom. *M. chinensis* Rupr.)». («Амур, сел. Окка, листв[енные] леса» [В. Л. Комаров])» (LE!); «ib., in Laub-und gemischten Wäldern, häufig, [9 VII 1855], [alab. et ♀ fl.], id. (sub nom. *M. chinensis* Rupr.)» (LE!); «Amur, Dsifu, in Birkenwäldern häufig, 10 VII 1855, [fr. immat.], id. (sub nom. *M. chinensis* Rupr.)» (LE!); «Амур у сел. Дзифу, 10 VII 1855, [alab. et ♂ fl.], id. (sine nom.)» [В. Л. Комаров] (LE!); «Amur, Cay Kisi, in Laubgebüsch, selten u[nd] ohne Blüthen, Nordgrenze, 19 VI 1855, [pl. steril.], id. (sub nom. *M. chinensis* Rupr.)». («Озеро Китси [Большой Кизи]. Изредка. Лист(венный) лес. Северная граница распространения» [В. Л. Комаров]) (LE!).

По протологу: «Am mittleren und südlichen Amur am Rändern der Laubwälder, häufig. Blüht gegen Ende Mai, Früchte reifen im August. Wird von den Eingeborenen Oltscha: Kotziafá, von den Goldi: Kotzialtá genannt».

Примечание. Помимо приведенных выше гербарных экземпляров, к типовой коллекции *M. amurensis* принадлежит также образец с этикеткой: «Amur, Okka (Gemisch), Dsifu, in Laub-u[nd] gemischten Wäldern häufig, 9 VII, 10 VII 1855, [♀ fl.], Maximowicz (sub nom. *M. chinensis* Rupr.)» (LE!). Что же касается гербарного экземпляра *M. amurensis*, собранного в окр. Хинганского пикета (Амурская обл.) («Amur, Umgebung Chinganskoi Piket, in *Corylus*-Gebüschen nicnt selten, allein ohne Früchte u[nd] Blü[the], 20 VIII 1856, [pl. steril.], Maximowicz. An spec. diversa? (sub nom. *M. chinensis* Rupr.?)» («близ Хинганского пикета, 20 VIII 1856» [В. Л. Комаров]) [LE!], то он отнесен Максимовичем (Maximowicz, 1859, l. c.: 32, n. 64) к «*Maximowiczia*? spec. indeterm.».

Род *Maximowiczia* Rupr. (1856, l. c.: 142; id. 1857, l. c.: 439) с видом *M. amurensis* Rupr., описанные Ф. И. Рупрехтом по гербарным экземплярам, собранным Максимовичем во время его первого путешествия по Амуру (1854—1856 гг.), являются синонимами соответственно рода *Schisandra* Michx. и вида *S. chinensis* (Turcz.) Baill., основанного на *Kadsura chinensis* (см. выше).

Хотя род *Maximowiczia* был обнародован как монотипный, Рупрехт (Ruprecht, 1856, l. c.: 143; id. 1857 : 440) в протологе упомянул второй вид этого рода — «*Kadsura chinensis* Turcz.» («Altera *Maximowicziae* species est *Kadsura chinensis* Turcz. in plant. Kirilow. n. 14...») [s. str., quoad holotypum], который отличается, как он ошибочно полагал, исходя из краткого и не совсем точного диагноза, приведенного Н. С. Турчаниновым (Turczaninow, 1837 : 149, n. 14), «плодами» («fructibus obtuse rostratis») [а в действительности карпеллами (свободными плодолистиками) гинецея женского цветка] и листьями от 3 гербарных экземпляров с женскими цветками, собранных Кириловым в Пекине [изотипы *K. chinensis*], которые он видел (см. выше *K. chinensis*).

Позднее Рупрехт (Ruprecht, 1857, l. c.: 259), изучив поступившие в Академический гербарий ботанические сборы Р. К. Маака на Амуре (1855—1856 гг.), а также гербарные экземпляры, собранные близ Пекина [А. Татариновым] (см. *K. chinensis*), убедился в идентичности описанного им вида *M. amurensis* и *K. chinensis* («Hinc forma Amurensis et Pekinensis unius speciei videtur, communi *M. chinensis* titulo subsumenda»). Намеченная им для таксона комбинация *M. chinensis* была опубликована Максимовичем (Maximowicz, 1859, l. c.) в «Primitiae florae Amurensis».

Рупрехт (Ruprecht, 1856, l. c.: 124) при обнародовании *M. amurensis* не привел типа. Smith (1947, l. c.: 139—140) в качестве типа этого вида указал «образец Максимовича из Амурской области» («a Maximowicz specimen from the Amur River region»), процитировав (по протологу *M. amurensis*) в перечне изученных экземпляров *S. chinensis*: «Amur Province...» «am mittleren und südlichen Amur», C. Maximowicz (type coll. of *Maximowiczia*, GH, K, NY)». Ему не был известен приведенный нами выше типовой материал *M. amurensis*, хранящийся в LE (сектор Сибири и Дальнего Востока); последний собран Максимовичем в 1855 г. в бассейне Амура (Хабаровский край) в ряде местонахождений (сел. Борби, Ади, близ дер. Цянка, Миллки, Окка (Укка), Дзифу, а также на северной границе распространения *S. chinensis* у оз. Кизи [Большой Кизи]) и представлен 9 синтипами, из которых нами выбран лектотип.

3. *Schisandra elongata* (Blume) Baill. var. *longissima* Dunn, 1908, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 38, 267 : 354 («*Schizandra elongata* Hook. f.») (p. p., quoad specim. typ. e prov. Yunnan=*S. henryi* C. B. Clarke, 1905, Gard. Chron., ser. 3, 38 : 162, fig. 55 («*Schizandra*»)); Qi Lin, 2000, Acta Phytotax. Sin. 38, 6 : 538 (=*S. henryi* var. *typica* A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7 : 114, fig. 19 (map); =*S. henryi* var. *henryi*: Y. W. Law, 1996, in Fl. Reip. Pop. Sin. 30, 1 : 253, tab. 73, 1—12); p. p., quoad specim. typ. e prov. Fukien=*S. viridis* A. C. Sm. 1947, l. c.: 129, fig. 22 (map); Y. W. Law, 1996, l. c.: 261.

Isolectotypus: Юго-Зап. Китай, пров. Юньнань, «China, Yunnan, Feng Chen Lin mt. [south of Red River], 7000 ft., forests, large climber, N 9193B, yellow [♀] fls., A. Henry (sub nom. *Schizandra* (aff. *elongata*)) (*S. henryi* C. B. Clarke var. *typica* A. C. Sm., nom. nov. fide W. Y. Chun, 1958, in sched.) (LE!).

Lectotypus (Qi Lin, 2000, l. c.: 538, «China, Yunnan, Yuanyang»; syntypus, Smith, 1947, l. c.: 114): K; isolectotypi: A, LE.

По протологу: «Glades in the woods and along the sides of streams near Buong Kang [prov. Fukien] at 2000 ft. — Hongkong Herb. [Dunn] 2441, 2442. Yunnan, Henry, 9193A, 9193B».

Примечание. Гербарный экземпляр «Henry N 9193B», указанный Qi Lin (2000, l. c.: 538) в качестве лектотипа *S. elongata* var. *longissima*, является также лектотипом *S. henryi* C. B. Clarke (см. ниже).

4. *S. henryi* C. B. Clarke, 1905, Gard. Chron., ser. 3, 38 : 162, fig. 55 («*Schizandra*»); Qi Lin, 2000, Acta Phytotax. Sin. 38, 6 : 538. — *S. henryi* var. *typica* A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7 : 114, fig. 19 (map). — *S. henryi* var. *henryi*: Y. W. Law, 1996, in Fl. Reip. Pop. Sin. 30, 1 : 253, tab. 73, 1—12.

Isolectotypus: Юго-Зап. Китай, пров. Юньнань, Feng Chen Lin mt. [south of Red River], 7000 ft., forests, large climber, N 9193B, yellow [♀] fls., A. Henry (sub nom. *Schizandra* (aff. *elongata*)) (*S. henryi* C. B. Clarke var *typica* A. C. Sm., nom. nov. fide W. Y. Chun, 1958, in sched.) (LE!).

Lectotypus (Qi Lin, 2000, l. c.: 538, «China, Yunnan, Yuanyang»; typus, Smith, 1947, l. c.: 114): K; isolectotypi: A, LE.

По протологу: «Henry in Herb. Kew, 1785, et 9193 b! Hupeh and Szechuan, Wilson!».

Примечание. Гербарный экземпляр Henry N 9193B, указанный Qi Lin (2000, l. c.: 538) в качестве лектотипа *S. henryi*, является также лектотипом *S. elongata* (Blume) Baill. var. *longissima* Dunn (см. выше).

5. *S. henryi* C. B. Clarke var *yunnanensis* A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7 : 116, fig. 17, p; Y. W. Law, 1996, in Fl. Reip. Pop. Sin. 30, 1 : 255, tab. 73, 13—29 (=*S. henryi* C. B. Clarke, 1905, Gard. Chron., ser. 3, 38 : 162, fig. 55 (=*S. henryi* C. B. Clarke subsp. *yunnanensis* (A. C. Sm.) R. M. K. Saunders, 2000, Syst. Bot. Monogr. 58 : 89)).

Isotypus: Юго-Зап. Китай, пров. Юньнань, «China, Yunnan, Szemao, E. mts., 5000 ft., climber, N 12022, [♂ fl.], A. Henry (sub nom. *Schizandra elongata*) (*S. henryi* C. B. Clarke var. *yunnanensis* A. C. Sm. fide W. Y. Chun, 1958, in sched.)» (LE!).

Holotypus: A; isotypi: LE, NY, US.

Isoparatypi (2): Юго-Зап. Китай, пров. Юньнань: «s. l., N 12022A, [♂ fl.], [A. Henry] (sub nom. «*Schizandra*»)» (LE!); «China, Yunnan, Szemao, 5500 ft., forests, large climber, N 12022B, [fr.], A. Henry» (LE!).

По протологу: «Type locality: East of Ssu-mao, southern Yünnan; Henry 12022, the best ♂ specimen available, is designated as the type». «China: Yünnan: ... mountains east of Ssu-mao, A. Henry 12022 (A, type, NY, US), May 30 [year?]; Ssu-mao, A. Henry 12022A (A, M[O], NY, US), 12022B (A, K, NY); ...».

6. *S. incarnata* Stapf, 1928, Curtis's Bot. Mag. 152, 3 : sub tab. 9146, in adnot. («*Schizandra*»); A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7 : 106, fig. 18 (map); Y. W. Law, 1996, in Fl. Reip. Pop. Sin. 30, 1 : 249, tab. 71, 1—9 (=*S. grandiflora* (Wall.) Hook. f. et Thoms. 1872, in Fl. Brit. Ind. 1, 1 : 44; Qi Lin, 2000, Acta Phytotax. Sin. 38, 6 : 543).

Isolectotypus: Центр. Китай, пров. Хубэй, «C. China, s. l., climber, VI 1901, [Veitch Exped.] N 2085, fls. [♂] pink, E. H. Wilson (sine nom.) (*S. incarnata* Stapf fide W. Y. Chun, 1958, in sched.)» (LE!).

Lectotypus (Qi Lin, 2000, l. c.: 544): K; isolectotypi: A, B, E, HBG, LE, NY, US.

По протологу: «China. Hupeh; Fang Hsien, 1600—2600 m, Wilson, 318 (flor.(!)); Wilson, 4574; Hsin-shan Hsien, 2000 m, Wilson, 263 (flor.(!)); without locality, Wilson, Veitch Exped. 2085 (!)».

Примечание. Stapf (1928, l. c.) в протологе *S. incarnata* (в его понимании =*S. grandiflora* auct. non (Wall.) Hook. f. et Thoms. 1872 : Rehd. et E. H. Wilson, 1913, in Sarg. Pl. Wilson. 1, 3 : 411) привел 4 гербарных экземпляра, собранные E. H. Wilson в горах Центрального Китая (пров. Хубэй), не указав тип. Smith (1947, l. c.: 106) процитировал эти типовые образцы как синтипы («cotypes»). Qi Lin (2000, l. c.: 543) отнес этот вид в синонимы *S. grandiflora* (Wall.) Hook. f. et Thoms. (Бутан, Китай, Индия, Непал, Мьянма, Сикким и Таиланд), обозначив в качестве лектотипа *S. incarnata* гербарный экземпляр Wilson N 2085.

7. *S. neglecta* A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7 : 127, figs. 16 (map), 17, g; Y. W. Law, 1996, in Fl. Reip. Pop. Sin. 30, 1 : 260, tab. 75, 11—20 (=*S. elongata* (Blume) Baill. 1868, Hist. Pl. 1 : 148, fig. 182 («*Schizandra*»); Qi Lin, 2000, Acta Phytotax. Sin. 38, 6 : 532).

Isoparatypi (2): Юго-Зап. Китай, пров. Юньнань, «China, Yunnan, Feng Chen Lin, mt. s[outh] of Red River, 7000 ft., forests, climber, N 10697, [♂ fl.], A. Henry (sine nom.) (*S. neglecta* A. C. Sm., sp. nov. fide W. Y. Chun, 1958, in sched.)» (LE!); ib., «Yunnan septentrional et central, montagnes dernier Tong tchouan, 2700 m, VI [R. 1909—1911], N 3697, fl. [♂] jaunes, E. E. Maire (sub nom. «*Schizandra*») (*S. neglecta* A. C. Sm., sp. nov. fide W. Y. Chun, 1958, in sched.)» (LE!).

По протологу: «Type locality: Mountains of A-wa-lo, northeast of Yeh-chih, east of the Mekong, northwestern Yünnan; Rock 8933, one of the best ♂ specimens available, is cited below as the type». «China: Yünnan: ... Feng Chen Lin south of Red River, A. Henry 10697 (A, K, M[O], NY); ... without definite locality, E. E. Maire 3697 or s. n. (Man [Manila], UC), ...».

8. *S. nigra* Maxim. 1872, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 17, 2 : 144 («*Schizandra*») (p. max. p., quoad specim. typ. ex ins. Nippon et Kiusiu=*S. repanda* (Siebold et Zucc.) Radlk. 1886, Sitzungsber. Akad. Wiss. München, 16, 3 : 303 («*Schizandra*»); Qi Lin, 2000, Acta Phytotax. Sin. 38, 6 : 546 (=*S. repanda* (Siebold et Zucc.) A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7 : 143, figs. 25 (map), 27, a—j, comb. illeg. superfl.; Ohwi, 1965, Fl. Jap.: 469); p. min. p., quoad specim. typ. ex ins. Yezo=*S. chinensis* (Turcz.) Baill. 1868, Hist. Pl. 1 : 148 («*Schizandra*»); A. C. Sm. 1947, l. c.: 138, 145).

Описан из Японии (о-ва Хоккайдо, Хонсю и Кюсю). Lectotypus: о-в Хонсю, «Japonia, Fudzi-yama, alte supra mare, in silvis Ab[ietis] firmae et Pini Massonianae, arbores alte ascendens, 3 [15] XI 1862, [fr.], Maximowicz. Occurrit etiam in montib[us] Hakone, ubi plantis in conspectum crescit. Ad summam 1 poll. crassa. Cortex mollis tenax cinnamomeus. Fr[uctus] lividus (atrocoeruleus) comeditus. Flores lactei. Floret Junio» (LE! cum isolectotypis 2 et syntypis 7) — Imkhanitskaya (hoc loco).

Isolectotypi: NY, US («cotype coll.», Smith, 1947, l. c.: 144, «Japan: ... Honshu: Shizuoka Pref.: Fuji-yama (Mt.), C. Maximowicz in 1862») и LE.

Syntypus: о-в Кюсю, «Japonia, Kundsho-san, in silvis vetustis, 26 IX [8 X] 1863, [fr. mat.], Maximowicz» (LE!).

Isosyntypi: GH, K («cotype coll.», Smith, 1947, l. c.: 144, «Japan... Kyushu: «In sylvis alpinis jugi Kundsho-san, C. Maximowicz in 1863»; lectotypus (Qi Lin, 2000, l. c.: 546): K; isolectotypus: GH, «Japan, Kundsho-san, Kyushu, in 1863, C. J. Maximowicz s. n.») и LE.

Syntypus: о-в Хонсю, «Japonia, prov. Senano, in silvis subalpinis, 1864, [♀ fl.], Tschonoski» (cum isosyntypis 3) (LE!).

Isosyntypi: GH, K, NY, US («cotype coll.», Smith, 1947, l. c.: 144, fig. 27, e—g, «Japan: ... Honshu, Nagano Pref.?: [«Prov. Senano»], Tschonoski in 1864») и LE.

Syntypi (3): о-в Хонсю, «Japonia, prov. Senano, 1864, [♂ fl.], Tschonoski» (LE!); «ib., in sylvis subalpinis, 1864, [pl. steril.], id.» (LE!); «Japonia, Nippon, prov. Nambu, 1865, [defl. ♀ fl. et fr.], id.» (cum isosyntypo) (LE!).

Syntypi (2): о-в Хоккайдо, «Japonia, insula Jesso, circa Hakodate, 1863, [alab. ♂ fl.], Dr. Albrecht» (LE!); «ib., 1863, [defl. ♀ fl. et fr.], id.» (LE!).

Isosyntypi: K, M[O], NY (Smith, 1947, l. c.: 138, «Japan: Hokkaido: ... Oschima: Hakodate, Albrecht in 1863»).

По протологу: «Hab. in silvis alpinis jugi Kundsho-san Kiusiu centralis, Octobri c. fr. fere mat., Nippon: Fudzi-yama, in pinetis abietisque, alte supra mare, arbores vestiens, Novembri fructif., aliis locis Nippon mediae, flor., et borealis prov. Nambu (frf., Tschonoski); Yezo (Albrecht!). — Flores omnino *Sch. coccineae*, Mx. quoad magnitudinem et structuram, lactei. Baccae edulis».

Примечание. Вид *S. nigra* описан Максимовичем из Японии по гербарным образцам, собранным им на о-вах Хонсю и Кюсю, Tschonoski на о-ве Хонсю и M. Albrecht на о-ве Хоккайдо; при первоописании тип не был указан. Типовой материал *S. nigra*, хранящийся в LE (сектор Центральной и Восточной Азии), где находится первый комплект коллекции Максимовича, и представленный 14 гербарными листами (8 синтипов и их дубликаты; см. выше), не был изучен китайским ботаником Qi Lin (2000, l. c.: 546), как и указанный им в качестве лектотипа *S. nigra* гербарный образец с о-ва Кюсю, собранный Максимовичем («Type: Japan, Kundsho-san, Kyushu, in 1863, C. J. Maximowicz, s. n.» (lectotype, K; isolectotype, GH)). Последний Qi Lin выбрал чисто механически из дубликатов 3 синтипов *S. nigra*, которые Smith (1947, l. c.: 144, «cotype coll.») процитировал в перечне изученных им гербарных экземпляров *S. repanda* (см. выше) без указания месяца сбора образцов и их фенофаз. Сказанное выше ставит под сомнение выбор лектотипа *S. nigra*, осуществленный Qi Lin, тем более что в гербарных фондах LE, кроме указанного нами выше синтипа из Kundsho-san со зрелыми плодами, упомянутого в протологе, хранится еще другой, не типовой, гербарный образец из того же местонахождения с бутонами мужских цветков, собранный Максимовичем 25 V [6 VI] 1863 г.

Выбор лектотипа Qi Lin неправомерен, поскольку автор определенно не видел экземпляра, указанного им в качестве лектотипа *S. nigra*.

Согласно Smith (1947, l. c.: 144), синтипы *S. nigra*, происходящие с о-вов Хонсю и Кюсю, принадлежат к *S. repanda* (Siebold et Zucc.) A. C. Sm. (=*S. repanda* (Siebold et Zucc.) Radlk. (1886!)). Типовой же материал, собранный Dr. Albrecht на о-ве Хоккайдо (=«Jesso», Yezo), отнесен Smith (1947, l. c.: 138, 145) к *S. chinensis* (Turcz.) Baill.

9. *S. plena* A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7 : 154, figs. 28 (map), 29, d—i; Qi Lin, 2000, Acta Phytotax. Sin. 38, 6 : 550. — *S. propinqua* auct. non (Wall.) Baill. 1868 : Rehd. et E. H. Wilson, 1913, Pl. Wilson. 1, 3 : 416.

Isoparatypi (3): Юго-Зап. Китай, пров. Юньнань, «China, Yunnan, Szemao, S. mts., 5000 ft., shrub 10 ft., N 11749, white [♂] fls. [et alab.], A. Henry (sub nom. *Kadsura roxburghiana*) (*S. plena* A. C. Sm., sp. nov. fide W. Y. Chun, 1958, in sched.)» (LE!); «ib., W. mts. 5000 ft., large climber, N 11893, yellow [♀] fls., id. (sub *Kadsura* (cfr. *scandens*)) (*S. plena* A. C. Sm., sp. nov. fide W. Y. Chun, 1958, in sched)»; «ib., S. mts., 4500 ft., large climber, N 12192, [fr.], id. (sub *Schizandra propinqua*) (*S. plena* A. C. Sm., sp. nov. fide W. Y. Chun, 1958, in sched.)».

По протологу: «Type locality: Ssu-mao. Yünnan; Henry, 10854, the best ♂ specimen available, is designated as the type». «China: Yünnan: Keng-ma, C. W. Wang 7345 (A); Ssu-mao, A. Henry 10854 (A type, NY, US), May 14 [year?]; w. mountains, Ssu-mao, A. Henry 11893 (A, K, M[O]); s. mountains, Ssu-mao, A. Henry 11749 (A, K, NY), 12192 (A, K, NY); ...».

10. *S. propinqua* (Wall.) Baill. var. *itermedia* A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7 : 152, figs. 28 (map), 29, a—c (=*S. propinqua* (Wall.) Baill. 1868, Hist. Pl. 1 : 148, figs. 183—184; Qi Lin, 2000, Acta Phytotax. Sin. 38, 6 : 547 (=*S. propinqua* (Wall.) Baill. subsp. *intermedia* (A. C. Sm.) R. M. K. Saunders, 1997, Edinb. Journ. Bot. 54, 3 : 278, fig. 11 (map)).

Isoparatypus: Юго-Зап. Китай, пров. Юньнань, «China, Yunnan, Mengtze, 5000 ft., rocks, climber on shrubs, N 10719, [alab. et] red [♂] fls., A. Henry (sub nom. *Kadsura roxburghiana*) (*K. longipedunculata* Finet et Gagnep. fide W. Y. Chun, 1958, in sched.)» (LE!).

Пo протологу: «Type locality: west of T'eng-yüeh, Yünnan; Forrest 7692, on the best ♂ specimens available, is designated as the type». «China: Yünnan: ...; Meng-tzu, A. Henry 10719 (A, K, M[O], NY, US), ...».

11. *S. propinqua* (Wall.) Baill. var. *linearis* Finet et Gagnep. 1905, Bull. Soc. Bot. Fr. 52, Mém. 4:51 («*Schizandra*») (=*S. propinqua* (Wall.) Baill. 1868, Hist. Pl. 1:148, figs. 183—184; Qi Lin, 2000, Acta Phytotax. Sin., 38, 6:547 (=*S. propinqua* (Wall.) Baill. var. *sinensis* Oliv. 1887, in Hook. Icon., ser. 3, 18:pl. 1715 («*Schizandra*»); A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7:153, figs. 28 (map), 29, j—l; =*S. propinqua* (Wall.) Baill. subsp. *sinensis* (Oliv.) R. M. K. Saunders, 1997, Edinb. Journ. Bot. 54, 3:280, fig. 11 (map)).

Isolectotypus: Центр. Китай, пров. Хубэй, «China, [prov. Hupeh], Ichang and immediate neighbourhood, II 1887, N 1544, [alab. et ♂ fl.], A. Henry» (LE!).

Lectotypus (Saunders, 1997, l. c.: 280): GH (K fide Qi Lin, 2000, l. c.: 547); syntypus, Smith, 1947, l. c.; isolectotypi: B, E, GH, K, LE.

Isosyntypus: Центр. Китай, пров. Хубэй, «China, [prov. Hupeh], Ichang and immediate neighbourhood, X 1887, N 3961, [♀ fl. et fr.?], A. Henry (sub nom. *S. propinqua* Hook. f. et Thoms. var.)» (LE!).

Syntypus и isosyntypi: GH, K, LE, NY.

Isosyntypus: Центр. Китай, пров. Хубэй, «China, prov. Hupeh, recd. III 1889, N 6219, [pedic.], A. Henry (sub nom. *S. propinqua* Hook. f. et Thoms. var.? pedicellis triquetres)» (LE!).

Syntypus и isosyntypi: E, GH, K, LE, US.

По протологу: «China. — Houpé: Yi-chang, n^{os} 6219 [err. typogr. «62119»; Smith, l. c.: 154; Saunders, l. c.: 281], 1544, 3961, 2028, 3424 [Henry]; août 1900, n° 1304 [Wilson]. — Su-tchuen: Tchen-kéou [Farges]».

Примечание. Гербарный образец «Henry N 1544», выбранный R. M. K. Saunders (1997, l. c.) в качестве лектотипа *S. propinqua* var. *linearis*, является также лектотипом *S. propinqua* (Wall.) Baill. var. *sinensis* Oliv. (Saunders, 1997) (см. ниже). Синтипы *S. propinqua* var. *linearis* «Henry N N 3961 и 6219» (=«62119») ошибочно названы Saunders паратипами.

12. *S. propinqua* (Wall.) Baill. var. *sinensis* Oliv. 1887, in Hook. Icon., ser. 3, 18:pl. 1715 («*Schizandra*»); A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7:153, figs. 28 (map), 29, j—l (=*S. propinqua* (Wall.) Baill. 1968, Hist. Pl. 1:148, figs. 183—184; Qi Lin, 2000, Acta Phytotax. Sin. 38, 6:547 (=*S. propinqua* (Wall.) Baill. subsp. *sinensis* (Oliv.) R. M. K. Saunders, 1997, Edinb. Journ. Bot. 54, 3:280, fig. 11 (map)).

Isolectotypus: Центр. Китай, пров. Хубэй, «China, [prov. Hupeh], Ichang and immediate neighbourhood, II 1887, N 1544, [alab. et ♂ fl.], A. Henry» (LE!).

Lectotypus (Saunders, 1997, l. c.: 280): GH (K fide Qi Lin, 2000, l. c.: 547); isolectotypi: B, E, GH, K, LE.

По протологу: «Hab. Ichang, China, Dr. A. Henry (N^{os} 1544, 1693, 2028, 3243)».

Примечание. Гербарный экземпляр «Henry N 1544», выбранный Saunders (1997, l. c.: 280) в качестве лектотипа *S. propinqua* var. *sinensis*, является также лектотипом *S. propinqua* (Wall.) Baill. var. *linearis* Finet et Gagnep. (см. выше).

13. *S. pubescens* Hemsl. et E. H. Wilson, 1906, Kew Bull. 1906:150 («*Schizandra*»); Qi Lin, 2000, Acta Phytotax. Sin. 38, 6:542. — *S. pubescens* var. *typica* A. C. Sm. 1947, Sargentia 7:118, fig. 20 (map). — *S. pubescens* var. *pubescens*: Y. W. Law, 1996, in Fl. Reip. Pop. Sin. 30, 1:255, tab. 74, 9—19.

Isosyntypus: Центр. Китай, пров. Хубэй, «China, prov. Hupeh, s. l., recd. III 1889, N 5907, [♂ fl.], A. Henry (sub nom. *Actinidia*) (*S. pubescens* Rehd. et E. H. Wilson var. *typica* A. C. Sm., nom. nov. fide W. Y. Chun, 1958, in sched.)» (LE!).

Syntypus: K; isosyntypi: GH, LE, US.

По протологу: «Hupeh. Changyang, Wilson, 2234; Patung, Henry, 1785; Chienshih, Henry, 5907».

14. *S. sphenanthera* Rehd. et E. H. Wilson var. *pubinervis* Rehd. et E. H. Wilson, 1913, in Sarg. Pl. Wilson. 1, 3:415 (=*S. pubescens* Hemsl. et E. H. Wilson, 1906, Kew

Bull. 1906 : 150 («*Schizandra*»); Qi Lin, 2000, Acta Phytotax. Sin. 38, 6 : 542 (=*S. pubinervis* (Rehd. et E. H. Wilson) R. M. K. Saunders, 2000, Syst. Bot. Monogr. 58 : 81)).

Isoparatypus: Центр. Китай, пров. Хубэй, «China, prov. Hupeh, s. l., recd. III 1889, N 6447, [fr.], A. Henry (sub nom. *Schizandra elongata* Hook. f. et Thoms. var.?) (*S. sphenanthera* Rehd. et E. H. Wilson fide W. Y. Chun, 1958, in sched.)» (LE!).

Paratypus и isoparatypi: GH, K («Hsing-shan, western Hupeh», Smith, 1947 : 119), LE.

По протологу: «Western Szech'uan: near Monkong Ting, thickets, alt. 2000—2300 m, June 19, 1908 ([Wilson] No. 2551, type). Western Hupeh: without locality, A. Henry (No. 6447)».

15. *S. viridis* A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7 : 129, fig. 22 (map); Y. W. Law, 1996, in Fl. Reip. Pop. Sin. 30, 1 : 261 (=*S. elongata* (Blume) Baill. 1868, Hist. Pl. 1 : 148, fig. 182 («*Schizandra*»); Qi Lin, 2000, Acta Phytotax. Sin. 38, 6 : 542 (=*S. arisanensis* Hayata subsp. *viridis* (A. C. Sm.) R. M. K. Saunders, 2000, Syst. Bot. Monogr. 58 : 72)).

Isoparatypus: Южн. Китай, пров. Гуандун, «China, Kwangtung, Mei [Kaying] District, Yam na Shan [Yit nga Shan], fairly common, silt sandy soil, swamp, 15 ft. ht., 4—31 VIII 1932, N 21423, fruit yellow, W. T. Tsang (sub nom. *Schisandra*) (*S. viridis* A. C. Sm., sp. nov. fide W. Y. Chun, 1958, in sched.)» (LE!).

Paratypus et isoparatypi: A, BM, IBSC, K, LE, MO, NY, P, PE, SYS, Z.

По протологу: «Type locality: Ho-yüan Hsien, central Kwangtung; Tsang 28783, the best ♂ specimen available, is designated as the type». «China: ... Kwangtung: Yam-na [Yit-nga] Shan, Mei [Chia-ying] Hsien, W. T. Tsang 21423 (A, K, NY); Nam Shan, Ts'ung-shue Village, Ho-yüan Hsien, W. T. Tsang 28783 (A, type), May 1938; ...».

16 *Sphaerostema japonica* A. Gray, 1857, Mem. Amer. Acad. Arts, Sci., n. ser., 6 : 380 («*japonicum*»), non Siebold et Zucc. 1845 («*Sphaerostemma japonica*», nom. nud.) (=*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. 1868, Hist. Pl. 1 : 148 («*Schizandra*»); A. C. Sm. 1947, Sargentia, 7 : 136, figs. 24, a—i, 25 (map)).

Isotypus: Япония, о-в Хоккайдо, «Japan, Hakodadi [Hakodate], hillsides, scandent, 11 VI 1855, fl. [♂] white, C. Wright. Herb. of the U. S. North Pacific Exploring Expedition under Commanders Ringgold and Rodgers, 1853—56» (LE!).

Holotypus: GH; isotypi: K, LE, NY.

По протологу: «Hakodati». «at Hakodati (lat. 41°47′11″) in June, 1855» (Gray, 1857, l. c.: 378).

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49761).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Имханицкая Н. Н. Пальмы (*Arecaceae*), хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Ленинград). 4. Автентичные образцы видов Старого Света // Новости систематики высших растений. Л., 1989. Т. 26. С. 16—29.

Имханицкая Н. Н. Мирсиновые (*Myrsinaceae*), хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург). Типовые образцы восточноазиатских таксонов // Новости систематики высших растений. СПб., 1996. Т. 30. С. 124—138.

Имханицкая Н. Н. Типовые образцы некоторых таксонов из семейств *Ericaceae*, *Gentianaceae*, *Magnoliaceae*, *Moraceae*, *Oleaceae* и *Trochodendraceae* флоры Японии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) // Новости систематики высших растений. СПб., 2000. Т. 32. С. 187—195.

Имханицкая Н. Н. Типовые образцы некоторых восточноазиатских таксонов из семейств *Calycanthaceae*, *Menispermaceae* и *Tetracentraceae*, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 141—146.

Bretschneider E. History of european botanical discoveries in China. London, 1898. 1167 p.

Lin Qi. Taxonomic notes on the genus *Schisandra* Michx. // Acta Phytotax. Sin. 2000. Vol. 38. N 6. P. 532—550.

Saunders R. M. K. A taxonomic revision of *Schisandra* section *Sphaerostema* (*Schisandraceae*) // Edinb. Journ. Bot. 1997. Vol. 54. N 3. P. 265—287.

Smith A. C. The families *Illiciaceae* and *Schisandraceae* // Sargentia. 1947. N 7. P. 1—224.

Tatarinov A. Catalogus medicamentorum sinensium, quae Pekini comparanda et determinanda. Petropoli, 1856. 65 p.

Turczaninow N. Enumeratio plantarum quas in China boreali collegit et mecum benevole communicavit cl. Medicus Missionis Rossicae Porphyrius Kirilow // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1837. T. 10. N 7. P. 148—158.

Turczaninow N. Catalogus plantarum herbarii Universitatis Caseareae Charcoviensis. Charcoviae, 1855. Pars 1. P. (1)—117.

SUMMARY

An annotated list of the type specimens (45 herbarium sheets) of 18 taxa of the Chinese and Japanese flora from the genera *Kadsura* Juss. and *Schisandra* Michx. (*Schisandraceae*) kept in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE) is presented. The names *S. nigra* Maxim. (Japan) and a synonymous species *Maximowiczia amurensis* Rupr. (=*S. chinensis* (Turcz.) Baill.) (Russian Far East) are lectotypified; the isolectotypes (LE) for 5 taxa of *Schisandra* (*S. elongata* (Blume) Baill. var. *longissima* Dunn, *S. henryi* C. B. Clarke, *S. incarnata* Stapf, *S. propinqua* (Wall.) Baill. var. *linearis* Finet et Gagnep. and var. *sinensis* Oliv.) are designated here.

УДК 069.51 : 582.998 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 8

© Г. А. Лазьков

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ СРЕДНЕАЗИАТСКИХ ВИДОВ РОДА *ECHINOPS* (*ASTERACEAE*), ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА (LE)

G. A. LAZKOV. TYPE SPECIMENS OF CENTRAL ASIAN SPECIES OF *ECHINOPS* (*ASTERACEAE*) KEPT IN THE HERBARIUM OF KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE)

Биолого-почвенный институт НАН КР, Лаборатория флоры, Гербарий (FRU), Бишкек

Поступила 18.04.2000

Приводятся сведения о типовых образцах (типы, изотипы, лектотипы) среднеазиатских видов рода *Echinops*, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Паратипы приводятся только в том случае, если другой типовой материал в Гербарии LE отсутствует. Проведена лектотипификация ряда видов. Если автором выбран лектотип, то этикетки оставшихся синтипов не цитируются. Кроме этикеток типового материала, для сравнения приводятся данные из протолога вида.

Ключевые слова: *Asteraceae, Echinops*, Средняя Азия, типовые образцы.

Echinops abstersibilis Iljin, 1922, Бот. мат. (Ленинград), 3 : 179.

Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Iter Turkestanicum, in pyl. Gandadarra inter convallia fl. Wachsch et Kysylssu, 7—9000′, 11—23 IX 1884, A. Regel» (LE!, cum iso. !).

E. albicaulis Kar. et Kir., 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 1 : 387.

Lectotypus (Губанов и др., 1998): «In arenosis Songoria ad fl. Lepsa. 1841, N 1642, Kar. et Kir.» (LE!, cum iso. 9!).

E. araneosus Lazkov, 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 228.

Typus: «Киргизия, отроги сев. макросклона Таласского хр., бассейн р. Кара-Бура (в 40 км южнее с. Кировского), склон сев.-зап. эксп., мелкоземисто-суглинистый, 26 VII 1973, Н. Горбунова» (LE!; iso. MW!, FRU!).

E. argyrocomus Bornm., 1918, Beih. Bot. Centalbl., 36, 2 : 222.

Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Prov. Samarkand, in saxosis ad ripas fluvii Sarawschan, prope pagum Gusar, 1240 m., N 131, 18 VII 1913, J. Bornmüller» (LE!, cum iso. !).

E. babatagensis Tschern., 1962, Фл. Узб., 6 : 513, 218.

Typus: «Юго-западный Памиро-Алай, горы Баба-таг, вершина северного отрезка хребта, гипсовые и известняковые скалы, 27 VII 1936, N 682, С. Лепешкин и А. Мухамеджанов» (TASH; iso. LE!).

E. chantavicus Trautv., 1866, Bull. Soc. Nat. Moscou, 39, 2 : 365.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Songoria in der Chantau..., 26 VI 1843, N 2048, A. Schrenk» (LE!, cum iso. 3!).

Примечание. В пакетиках, прикрепленных на изотипах, содержится смесь корзинок *E. chantavicus* и *E. tricholepis* Schrenk.

E. dasyanthus Regel et Schmalh., 1882, Изв. общ. любит. естествозн. антроп. этногр. 34, 2 : 47.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Коканское Ханство, между Караказуком и Шагимарданом, 11 VII 1871, О. Федченко» (LE!).

E. dubjanskyi Iljin, 1922, Бот. мат. (Ленинград), 3 : 176.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Мангишлакский у., Закасп. обл., Устюрт, пески Сам, Сапры-Кандык, 26 VI 1906, N 900, В. Дубянский» (LE!, cum iso. !).

E. fastigiatus R. Kam. et Tscherneva, 1971, Новости сист. высш. раст. 8 : 243.
Typus: «Юго-зап. оконечность Киргизского Алатау, низкогорья близ г. Джамбула, известняки, 18 VIII 1969, N 79-к, Камелин» (LE!).

E. fedtschenkoi Iljin, 1922, Бот. мат. (Ленинград), 3 : 177.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Бухарские владения, Дарваз, перевал Камчирак, 23 VII 1916, N 1290, Б. и О. Федченко, О. Кнорринг, Е. Черняковская» (LE!).

E. gordjaginii var. *saissanicus* B. Keller, 1912, Тр. общ. естествоиспыт. (Казань), 44, 5 : 95, с таб. — *E. saissanicus* (B. Keller) Bobr., 1962, Фл. СССР, 27 : 51.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Кальджирская долина, по левую сторону р. Кальджира, Чиганчий, горы, 28 VI 1908, Б. Келлер» (LE!, cum iso. !).

E. hissaricus Rassul. et B. Scharipova, 1988, Фл. Тадж. 9 : 530, 498.
Paratypi (LE!): «Таджикистан, бас. Варзоба, ущ. Гурхе (Пугус), осыпи, 30 VII 1971, Р. Камелин; Таджикистан, Гиссарский хр., левый берег р. Варзоба, ущелье Мгус, каменистый склон, 6 VIII 1965, Л. Смольянинова, Л. Цветкова».

E. hypoleucus Rupr., 1869, Mém. Acad. Sci. Pétersb. Sér. 7, 14 : 4.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «In regione campestri jugi Thian-Schan, Berge, welche den Atpascha vom Naryn trennen, 7/19 VIII 1867, Fr. Osten-Saken» (LE!).

E. integrifolius Kar. et Kir., 1841, Bull. Soc. Nat. Moscou, 14 : 446.
Lectotypus (Губанов и др., 1998): «In sterilibus arenosis montium Kurtschum, a. 1840, N 848, Karelin et Kiriloff» (LE!, cum iso. 11!).

E. jaxarticus Bunge, 1852, Beitr. Fl. Russl. Centr.-As.: 350.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Alexandri Lehmann Reliquiae botanicae» (LE!, cum iso. 2!).

Примечание. В качестве лектотипа выбран лист с надписью, сделанной рукой А. Бунге: «*Echinops jaxarticus* m.».

E. kafirniganicus Bobr., 1962, Фл. СССР, 27 : 714, 18.
Тип: «Кафирниган, склоны гор с фисташкой между кол. Ай-Хатын и Чильчик, 5 X 1931, N 439, А. Бутряков» (LE!, cum iso. !).

E. karatavicus Regel et Schmalh., 1877, Тр. Петерб. бот. сада, 5 : 126.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Iter Turkestanicum, Taschkent Alatau (Karatau), Saylik 3—5000′, 1876, A. Regel» (LE!, cum iso. 3!).

Примечание. Текст первоначальной этикетки, по-видимому, был следующим: «Karatau, Saylik 3—5000′»!, затем название «Karatau» было взято в скобки и дописано «Taschkent Alatau».

E. knorringianus Iljin, 1922, Бот. мат. (Ленинград), 3 : 173.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Ферганская обл., Андиж. у., около гор. Андижана, по дор. на Джелалабад, 18 V 1911, N 3, О. Кнорринг, З. Минквиц» (LE!, cum iso. 2!).

E. leucographus Bunge, 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6 : 406.
Lectotypus (Rechinger, 1979 : 30): «Inter Esfahan et Tehran, Bunge» (G).

Примечание. В Гербарии LE имеется лист с этикеткой: «inter Jesd et Isfahan, V 1859, A. Bunge», с надписью: «*E. leucographus* m.», однако K. H. Rechinger (1979) в качестве лектотипа выбрал другой лист из первоначального материала, находившегося в распоряжении Бунге.

E. lipskyi Iljin, 1923, Бот. мат. (Ленинград), 4 : 97.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Dominium Buchara, prov. Baissun, in sterilibus ad basin mont. Hissar, prope Baissun, c. 1200 m. s. m., 20 VIII 1913, N 1112, J. Bornmuller» (LE!, cum iso. 2!).

E. multicaulis Nevski, 1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, Сер. 1, 4 : 286.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Подъем к водораздельной линии хр. Кугитанг против кишл. Кугитанг, нижняя граница арчевого леса в месте контакта с разнотравно-ковыльной ассоциацией, 4 VII 1931, N 640, С. Невский» (LE!, cum iso. 2!).

E. nanus Bunge, 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6 : 411.
Lectotypus (Rechinger, 1979 : 83): «Songaria, an den Ufern des Balchasch 16 VI 1843, [A. Schrenk]» (LE!, cum iso. 7!).

E. nuratavicus A. Li, 1987, Новости сист. высш. раст. 24 : 201.
Typus: «Узбекистан, горы Актау к В. от города Нурата, сай Ингичке, в трещинах известняковых скал, 13 VII 1970, N 156, В. Бочанцев» (LE!, cum iso. !).

E. obliquilobus Iljin, 1922, Бот. мат. (Ленинград), 3 : 180.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Hissar-Gebirt, Berge von Hakimi am Karatag, 6—7000′, 8—20 VII 1882, A. Regel» (LE!, cum iso. 2!).

Примечание. На одном из изотипов с несколько отличающейся этикеткой: «Hissar, in m. Hakimi ad fl. Karatag, 6—7000′, 20 VII 1882, A. Regel», М. М. Ильин в заметке на гербарном листе указал, что в пакетике имеется примесь корзинок *E. nanus*.

E. orientalis Trautv. 1833, Dissert. Echinops: 22.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Herb. Ledeb. Derbend, Eichwald» (LE!).

Примечание. Имеется еще один лист в Гербарии LE!: «Herbarium Trautvetter. *Echinops orientalis* m.», на котором другие надписи не разборчивы, в пакетиках наклеены корзинки от типового образца.

E. praetermissus Nevski, 1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, Сер. 1, 4 : 286, табл. 9, рис. 1.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Правобережье Кугитанг-дарьи против кишл. Кугитанг, пестроцветные низкогорья, склоны коричнево-красных песчанников и продуктов их разрушения, N 823, 16 VII 1931, С. Невский» (LE!, cum iso. !).

E. pubisquameus Iljin, 1922, Бот. мат. (Ленинград), 3 : 175.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Сыр-Дарьин. обл., Аулие-атинский у. холмистая возвышенность по южн. склону хр. Улькун-бурула между оз. Ак-куль 1 и 2, 2 VIII 1909, N 1231, З. Минквиц» (LE!).

E. ritrodes Bunge, 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6 : 407.
Lectotypus (Rechinger, 1979 : 71): «Iter persicum, pr. Meschhed et in montosis ad orientem sitis, 1858, A. Bunge» (G; iso. 2 LE!).

E. rubromontanus R. Kam., 1988, Фл. Тадж. 9 : 530, 501.
Typus: «Таджикистан, правобережье реки Вахш, в южной части перевала Сорхо, северо-восточный мезосклон, $h = 2300$ м, асс. крупнотравный кленовник, 22 VII 1962, N 551, А. Хамидов» (LE!, cum iso. !).

E. spiniger Iljin in Iljin et V. V. Nikitin, 1960, Фл. Туркм. 7 : 379, 147.
Typus: «На пролювии по западным склонам Б. Балхана, ст. Джебел, 21 VII 1927, Г. Буренко» (LE!).

E. subglaber Schrenk, 1845, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 3 : 110.

Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Songarei, am Balchasch, N 214, 18 Juni 1843, [A.] Schrenk» (LE!, cum iso. 3!).

Примечание. В качестве лектотипа выбран образец с пометкой: «*Echinops* n. sp.».

E. talassicus Golosk., 1965, Бот. мат. (Алма-Ата), 3 : 52.

Typus: «Западный Тянь-Шань, нижнее течение р. Сайрамсу, среди древесно-кустарниковой растительности, на высоте около 1750 м, 23 VII 1963, Н. Х. Кармышева» (AA, iso. 1 LE!).

E. tjanschanicus Bobr., 1962, Фл. СССР, 27 : 714, 22, табл. 1, рис. 2.

Typus: «Южн. склон Кураминского хр., верховья сая у вершины Бабий-яб, среди зарослей арчи, $h = 2200$ м, N 573, 27 VII 1935, Л. Эмме-Марковская» (LE!, cum iso. 2).

E. transiliensis Golosk., 1965, Бот. мат. (Алма-Ата), 3 : 49, рис. 1.

Typus: «Северный Тянь-Шань, горы Кендыктас (западные отроги Заилийского Алатау, Курдайский перевал, у родника вблизи дороги, 5 VIII 1963, В. Голоскоков» (AA, iso. 1 LE!).

E. tricholepis Schrenk in Fisch. et C. A. Mey., 1841, Enum. Pl. 1 : 47.

Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Songorei, Vorberge des Tarbagatai in der Nalhe von Tschugut, 12 VIII 1840, [A.] Schrenk» (LE!, cum iso. 2!).

E. tschimganicus B. Fedtsch., 1911, Consp. fl. Turk. 4 : 224.

Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Джиль-де-су. (Уч-Косой), 16 VIII 1905, А. Абрамов» (LE!).

E. xanthacanthus Regel et Schmalh., 1882, Изв. общ. любит. естествозн. антроп. этногр., 34, 2 : 46.

Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Заравшанский бассейн, Фан Сарвада, гора Кантаг, высота над ур. м. 8500′, 23 VII 1870, О. Федченко» (LE!, cum iso. !).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Губанов И. А., Багдасарова Т. В., Баландина Т. П. Научное наследие выдающихся русских флористов Г. С. Карелина и И. П. Кирилова. М., 1998. 95 с.

Rechinger K. H. Echinops // Flora Iranica. *Compositae* III — *Cynareae*. Graz, 1979. N 139a. P. 3—84.

SUMMARY

Data on the type species of the Central Asian species of the genus *Echinops* kept in the Herbarium of Komarov Botanical Institute (LE) are presented. Some lectotypes are designated.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. «Ботанический журнал» публикует результаты завершенных оригинальных исследований в различных областях современной ботаники: теоретические и обзорные статьи, сообщения, систематические обзоры, описания новых таксонов и наиболее интересных флористических находок, новые методики, статьи, посвященные охране растительного мира. В журнале публикуются материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), информация о деятельности Русского ботанического общества (РБО), важнейших ботанических новостях, ботанических путешествиях, статьи по истории науки. При этом весьма желательно не ограничиваться простой констатацией событий, а давать их анализ и оценку. В разделе «Критика и библиография» обсуждаются отечественные и иностранные монографии и сборники, представляющие интерес для читателей журнала. Завершает журнал раздел «Письма в редакцию».

Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные. В «Ботаническом журнале» печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов.

Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов.

2. К статье должно быть приложено письмо автора (авторов) с просьбой о публикации, в котором необходимо указать:

1) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов),
2) членство в РБО, ученую степень и звание (если они имеются),
3) почтовый адрес (служебный и домашний), телефон, факс, e-mail,
4) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

На отдельной странице следует привести на английском языке общепринятую версию названия учреждения, где выполнена работа, транслитерацию фамилий авторов, перевод ключевых терминов, обозначений, сокращений и единиц измерения, используемых в работе.

По желанию автора к статье могут быть приложены 2 открытки с маркой и указанием адреса, фамилии, имени, отчества автора, а также названия статьи. Редакция отправит их по указанному адресу для извещения автора: 1) о получении материалов (с указанием даты регистрации и регистрационного номера) и 2) о принятии статьи в печать (с указанием даты).

3. Оформление рукописи. 3.1. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статьям отечественных авторов, представленных на английском языке, должен прилагаться русский текст, соответствующий оригиналу. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами. При этом особое внимание следует обратить на ясность, точность и последовательность в изложении материала. Латинские описания новых таксонов должны быть краткими и ясными, весьма желательно предварительно проверить латынь у специалистов.

3.2. Статьи должны быть подписаны всеми авторами.

3.3. Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей — 30 стр., для оригинальных — 25, для сообщений, систематических обзоров, описания новых таксонов, флористических находок, охране растительного мира — 15 стр., для хроники и рецензий — 5—6 стр. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3.4. Рукописи присылаются в двух экземплярах, напечатанных на одной стороне листа формата А 4 на компьютерном принтере через 1.5 интервала (12—14 пунктов шрифта типа Times New Roman) или через 2 интервала четким контрастным шрифтом на пишущей машинке. Размер полей — сверху, снизу, слева — 3 см, справа не менее 1 см. Страницы должны иметь сплошную нумерацию.

3.5. Общий порядок расположения частей статьи.

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на английском языке.
5. Название учреждения, где выполнялась работа, и его почтовый адрес, включая факс и адрес электронной почты.
6. Аннотация (не более 15 строк).
7. Ключевые слова.

8. Текст статьи. (Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы).
9. Благодарности.
10. Список литературы (с новой страницы).
11. Таблицы (каждая на отдельном листе).
12. Подписи к рисункам (на отдельном листе).
13. Рисунки.
14. Резюме на английском и русском языках (до 1 страницы).

3.6. Если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, то следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; звездочкой помечается фамилия автора, на чье имя следует направлять оттиски и другую корреспонденцию. После названия статьи и учреждения редакция указывает дату поступления статьи (дату получения окончательного варианта статьи).

Начало статьи оформляется по образцу:

УДК 581.8

© Д. Р. Баташев, Ю. В. Гамалей

**ОСОБЕННОСТИ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ФЛОЭМЫ ЛИСТА
У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *GENTIANACEAE***

D. R. BATASHEV, Yu. V. GAMALEI. SPECIFICITY
OF LEAF TERMINAL PHLOEM IN *GENTIANACEAE* SPECIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2, факс (812) 234-45-12, e-mail
Поступила в редакцию 26. 01. 2000 (дата ставится редакцией)
Аннотация (не более 15 строк)

Ключевые слова: терминальная флоэма, клетки-спутники, эволюционные ряды, *Gentianaceae.*

Заглавие статьи должно быть кратким (8—10 значащих слов), информативным, включать ключевые слова и точно отражать содержание статьи. Названия видов приводятся на латинском языке, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования. Аннотация должна содержать только главную информацию статьи, не превышая объемом 100—150 значащих слов, лишена вводных фраз. Отдельной строкой приводится перечень ключевых слов.

Материал и методы должны содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Для флористических находок необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале — точным указанием географических координат). При описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры. Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки и фотографии в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вклейках (табл. I, табл. II) (римские цифры). Обсуждение завершается формулировкой основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во введении.

Таблицы нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов в столбцах ставить кавычки.

Иллюстрации (рисунки, диаграммы, графики, фотографии) представляются в двух экземплярах с приложением подписей на отдельной странице. На обороте каждого рисунка и фотографии карандашом указываются фамилия авторов и номер рисунка, обозначаются верх и низ. Рисунки нумеруются в порядке упоминания в тексте. На полях статьи (слева) указываются карандашом места их расположения (при первом упоминании). Иллюстрации должны быть пригодны для непосредственного воспроизведения. Формат представляемых иллюстраций не должен превышать 28 × 38 см.

Рисунки должны быть понятными, надписи размечены в соответствии с текстом. Рисунки должны содержать минимум надписей. Имеющиеся на рисунках детали обозначаются арабскими цифрами или строчными буквами русского алфавита, которые расшифровываются в подрисуночной подписи. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте.

Фотографии должны быть напечатаны на белой глянцевой бумаге с накатом и иметь четкое изображение. Фотоснимки с коричневым тоном и зернистой поверхностью не принимаются. Первый экземпляр фотографий представляется без каких-либо пометок на лицевой стороне; на втором экземпляре, используемом в качестве макета, наносятся все обозначения тушью. Фотографии должны быть представлены нескрепленными в конверте. Если фотоснимков много, то желательно представить макет расположения фотографий на листе (в виде ксерокса на листе или дополнительно наклеенных на листе фотоснимков). Иллюстрации объектов, исследованных с помощью микроскопа (светового, электронных — трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения не обязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменяются.

Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами. Содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку.

На графиках на осях следует указывать только измерявшиеся величины, а в подписи указать, что приведено на оси абсцисс и на оси ординат и размерности величин. Например: «По оси ординат — содержание каротиноидов, мкг/г сухой массы».

Все формулы и условные обозначения должны быть четко напечатаны на принтере или вписаны черными чернилами или тушью. Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях (слева) карандашом. В десятичных дробях после целых чисел ставить точки (а не запятые). Знак умножения ставить точкой на среднюю линию.

Обозначения сносок делать цифрами, ставить их после знаков препинания. Нумерация сносок в тексте — сквозная.

Следует делать ясными различия между буквами, сходными по написанию, например n и h, e и l; необходимо также различать буквы I и J, цифры 1 и I. Буквы C, K, O, 3, P, S, U, V, W, X, Y, Z в сомнительных случаях должны быть выделены простым карандашом двумя горизонтальными линиями, прописные — снизу, строчные — сверху. Например, 3 — прописная буква, 3 — цифра три или $\underline{\underline{O}}$ — прописная буква, o — строчная буква, 0 — нуль, не подчеркивать. Римские цифры I, II, III и другие для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш следует подчеркивать сверху и внизу одной линией.

Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на принтере (машинке). Авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи. Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам со ссылкой на них. Названия таксонов (кроме авторов) печатаются курсивом и подчеркиваются волнистой линией карандашом.

Сокращения. Разрешаются лишь общепринятые сокращения — названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в Лабораториях БИН и т. д.

Ссылки на литературу в тексте приводятся так: 1) фамилия автора дана в тексте — «как указывал еще В. Л. Комаров (1909)»; 2) фамилия автора не дана в тексте — «как указывалось прежде (Комаров, 1909)»; 3) необходимо указать страницы — «(Комаров, 1909 : 8—

11)». Для иностранных авторов аналогично — «как указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)». Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев). Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке опубликования, например: (Schaft, 1931; Carniel, 1961; Алексеев, 1987; Романов и др., 1996; Сравнительная..., 1999). При цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

Благодарности. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования статьи.

Список литературы должен быть оформлен на отдельном листе (листах). Список составляется только по работам, цитированным в тексте. Все работы, упомянутые в тексте, должны быть включены в список. Список литературы составляется в алфавитном порядке — сначала все русские и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский), затем все иностранные. Все ссылки даются на языке оригинала. Названия на японском, китайском и других языках, использующих не латинский шрифт, пишутся в русской транскрипции перед работами с латинским шрифтом. Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ. Если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в Списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: 2000 а, б, в — для отечественных работ, 2000 a, b, c — для иностранных.

Следует строго соблюдать следующий порядок библиографического описания.

Для монографий:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 1996. 191 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flovering plants. 2nd ed. New York, 1988. 555 p.

Для журналов:

Князев М. С. Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 116—119.

Inamdar I. A., Murty G. S. Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

Для сборников, тезисов:

Петрова Л. Р., Сафина Л. К. Сем. *Dioscoreaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 133—136.

Пылаев И. Г., Пяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Для депонированных научных работ:

Ковтонюк Н. К., Иванов В. П. Изучение поверхности семян сибирских видов рода *Juncus* (*Juncaceae*). М., 1986. 24 с. Деп. в ВИНИТИ 18.12.86, № 786-В86.

Для диссертаций:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка *Campanulaneae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

За правильность и полноту представления библиографических данных редакция ответственности не несет.

4. Таксономические публикации. При описании таксонов и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать «Международному кодексу ботанической номенклатуры (Токийский кодекс)» (СПб., 1996) с учетом изменений и дополнений, содержащихся в «Сент-Луисском кодексе — 2000 г.» (см.: Егорова Т. В. О работе и решениях номенклатурной секции XVI Международного ботанического конгресса (Сент-Луис, июль—август 1999 г.) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 138—147). Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский и русский тексты описаний новых таксонов. Для палеобо-

танических работ диагноз может быть представлен на латинском или английском языке. При подготовке рукописей необходимо пользоваться рекомендованными в «Новостях систематики высших растений» (2000. Т. 32) справочными материалами: «Указателем международных сокращений названий главнейших гербариев мира» («Index Herbariorum. Part 1. The Herbaria of the world. 8th ed. New York, 1990»), «Алфавитным указателем главнейших сокращений, принятых для русских и латинских текстов» (Черепанов, 1966 : 346—350), «Перечнем сокращенных названий главнейшей ботанической литературы. I. Периодика» (Заиконникова, 1968 : 254—282), «Русско-латинским указателем основных физико-географических названий СССР, 1, 2» (Забинкова, Кирпичников, 1991 : 166—181; 1993 : 142—153), «Русско-латинским указателем названий основных административно-территориальных единиц, прежде входивших в состав СССР» (Забинкова, Кирпичников, 1993 : 153—159) и др.

Статьи с материалами о новых таксонах обязательно должны сопровождаться присылкой типа или изотипа этих таксонов.

Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Гербарные образцы должны высылаться по адресу:

197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, дом 2, Ботанический институт, для «Ботанического журнала», Т. В. Егоровой.

Сразу после регистрации о получении гербарный материал передается на рассмотрение специалистам и хранится затем в LE.

5. Электронная копия рукописи. К рукописи необходимо приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Электронная копия должна быть оформлена в полном соответствии с требованиями, предъявляемыми к оформлению рукописи, и идентична машинописной версии.

6. Редакционная подготовка. 6.1. При получении редакцией рукопись регистрируется и направляется на внешний отзыв рецензентам. При наличии замечаний она отсылается автору на доработку. Доработанный вариант статьи (в двух экземплярах) автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на замечания рецензента не позднее чем через 6 месяцев после получения рецензии. В случае невозвращения рукописи автором в редакцию по истечении этого срока или необходимости более двух доработок первоначальная дата ее регистрации аннулируется. Датой поступления считается день получения редакцией окончательного варианта статьи. Очередность публикации статей определяется регистрационной датой их поступления в редакцию. Рукописи, задержанные автором более года, снимаются с очереди и рассматриваются как вновь поступившие.

6.2. Работы, посвященные особо актуальным проблемам ботаники, а также содержащие принципиально новую информацию, могут по решению редколлегии быть опубликованы вне очереди.

6.3. Редакция «Ботанического журнала» оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописи и возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

6.4. Редакция высылает автору для исправления опечаток корректуру, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена (желательно не позднее двух суток со дня ее получения).

Никакие изменения текста против оригинала не допускаются. Должны быть исправлены только опечатки.

6.5. После опубликования статьи авторам высылаются оттиски (5 экземпляров).

6.6. В случае отклонения статьи редакция высылает автору уведомление и возвращает один экземпляр рукописи.

6.7. Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet на сайте РБО: http.//rbo.nm.ru, где имеются содержание вышедших и находящихся в печати номеров, правила для авторов, условия подписки и пр. Адрес электронной почты издательства и редакции «Ботанического журнала»: main@nauka.nw.ru.

Статьи следует направлять по адресу:

Редакция «Ботанического журнала»
Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербург
199034

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2002. VOL. 87. N 8) Page

Khitun O. V. Intralandscape structure of flora of the Tinikyakha River lower reaches (northern hypoarctic tundra, Gydansky Peninsula) 1

Zanokha L. L. Flora of vascular plants of Sobachye Lake (Yt-Kyuel) vicinities, Putorana Plateau (Northern Middle Siberia) 25

Sheremetjev S. N. Water regime of herbaceous plants on a soil moisture gradient. I. Transpiration rate 46

COMMUNICATIONS 69

Aseyeva L. A. Some morphological characters of corolla of *Veronica* (*Scrophulariaceae*) species and their taxonomic value 69

Volkov I. V. Morphological structure of pulvinate plants of South-Eastern Altai 76

Knyazev M. S., Kulikov P. V., Philippov E. G. *Vicia multicaulis* s. l. (*Fabaceae*) in the Urals 84

Kozlovskaya O. I. Flora of Sheksna Reservoir (Vologda Region) and its dynamics 91

Vasilevich V. I., Kuzmina E. O. Interspecific associations between dominant species of herb and moss layers in peatbogs 100

Nikonov V. V., Lukina N. V., Smirnova E. V., Isaeva L. G. Influence of *Picea obovata* and *Pinus sylvestris* trees on the lower layer primary productivity in coniferous forests of the Kola Peninsula 107

Khramova E. P., Sedelnikov V. P., Koutzenogij K. P., Kovalskaya G. A., Chankina O. V. Comparative study of element composition of recent and fossil (Bronze Age) specimens of *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) 119

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 126

Pimenov M. G., Kljuykov E. V. Synopsis of *Umbelliferae* of Vietnam with description of two new species 126

Chemeris E. V., Bobrov A. A. *Epilobium* × *ludmilae* (*Onagraceae*), a new hybrid from the Upper Volga Region 137

COLLECTIONS 143

Imkhanitskaya N. N. Type specimens of some East Asian taxa of *Schisandraceae* family kept in the Herbarium of Komarov Botanical Institute (LE) 143

Lazkov G. A. Type specimens of Central Asian species of *Echinops* (*Asteraceae*) kept in the Herbarium of Komarov Botanical Institute (LE) 152

Index of new plant names 156

Rules for the authors 157

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2002. Т. 87. № 8) Стр.

Хитун О. В. Внутриландшафтная структура флоры низовьев реки Тиникяха (северные гипоарктические тундры, Гыданский полуостров) 1

Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений окрестностей озера Собачье.(Ыт-Кюэль), плато Путорана (север Средней Сибири) 25

Шереметьев С. Н. Водный режим травянистых растений на градиенте влажности почвы. I. Интенсивность транспирации 46

СООБЩЕНИЯ 69

Асеева Л. А. Некоторые морфологические признаки венчика представителей *Veronica* (*Scrophulariaceae*) и их значение для систематики рода 69

Волков И. В. Морфологическое строение подушковидных растений Юго-Восточного Алтая 76

Князев М. С., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. *Vicia multicaulis* s. l. (*Fabaceae*) на Урале 84

Козловская О. И. Флора Шекснинского водохранилища (Вологодская область) и ее динамика 91

Василевич В. И., Кузьмина Е. О. Сопряженности доминирующих видов травяного и мохового ярусов на сфагновых болотах 100

Никонов В. В., Лукина Н. В., Смирнова Е. В., Исаева Л. Г. Влияние *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на первичную продуктивность нижних ярусов хвойных лесов Кольского полуострова 107

Храмова Е. П., Седельников В. П., Куценогий К. П., Ковальская Г. А., Чанкина О. В. Сравнительное изучение элементного состава современных и ископаемых (энеолит) образцов *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) 119

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 126

Пименов М. Г., Клюйков Е. В. Конспект *Umbelliferae* Вьетнама с описанием двух новых видов 126

Чемерис Е. В., Бобров А. А. *Epilobium* × *ludmilae* (*Onagraceae*) — новый гибрид из Верхнего Поволжья 137

КОЛЛЕКЦИИ 143

Имханицкая Н. Н. Типовые образцы некоторых восточноазиатских таксонов из семейства *Schisandraceae*, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) 143

Лазьков Г. А. Типовые образцы среднеазиатских видов рода *Echinops* (*Asteraceae*), хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) 152

Указатель новых названий растений 156

Правила для авторов 157